COUNTWAY LIBRARY
HC 2MZP R

BOSTON
MEDICAL LIBRARY
8 THE FENWAY

РУССКІЙ АРХИВЪ

Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи,

ИЗДАВАЕМЫЙ ПОДЪ РЕДАКЦІЕЙ

А. С. ДОГЕЛЯ,

Профессора Императорскаго Петроградскаго Университета.

ТОМЪ ПЕРВЫЙ.

Выпускъ 1.

ARCHIVES RUSSES

d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie.

RÉDACTEUR EN CHEF

A. S. DOGIEL,

Professeur à l'Université Impériale de Pétrograde.

TOME I.

Fascicule 1.

Вышелъ 1 Іюня. **Paru le 1 Juin.**

ПЕТРОГРАДЪ.
Художественная фотоцинкографія и типогр. А. А. Евдонимовъ и Ко.

PÉTROGRADE.
Imprimerie et photo-zincographie artistique A. A. Evdokimov & Co.

1916.

HARVARD UNIVERSITY
SCHOOL OF MEDICINE AND PUBLIC HEALTH
LIBRARY
16 MAR 1936
Gift: Marine Biological Laboratory
Library
CANCELLED

BOSTON
DEC 29 1962
MEDICAL LIBRARY

1811
8

CANCELLED

Оглавленіе I-го тома.

1916—1917 г.

Выпускъ 1-й.—Вышелъ 1 іюня 1916 г.

Отъ редакціи. стр.

А. Н. Сѣверцовъ. Изслѣдованія объ эволюціи низшихъ позвоночныхъ. I. Морфологія скелета и мускулатуры головы циклостомъ (табл. I—VI и 10 рис. въ текстѣ) 1

А. А. Максимовъ. О культивированіи in vitro соединительной ткани взрослыхъ млекопитающихъ (табл. VII—IX) 115

А. С. Догель. Новыя данныя о строеніи нѣкоторыхъ чувствительныхъ нервныхъ аппаратовъ. I. Нервные аппараты кожицы клюва и языка птицъ (табл. X—XIII и 4 рис. въ текстѣ) 183

Выпускъ 2-й.—Вышелъ 1 декабря 1916 г.

С. Г. Часовниковъ. О строеніи и значеніи выводныхъ протоковъ крупныхъ слюнныхъ железъ (табл. XIV) 239

Д. К. Третьяковъ. Хондроидная ткань въ сердцѣ человѣка (табл. XV) 271

Ю. А. Филипченко. Измѣнчивость и наслѣдственность черепа у млекопитающихъ (табл. XVI, XVII). I. 311

Д. И. Дейнека. Развитіе костныхъ клѣтокъ въ энхондральномъ процессѣ (табл. XVIII—XXI) 405

А. Я. Колачевъ. Цитологическія изслѣдованія надъ нервными клѣтками моллюсковъ (табл. XXII—XXIV) 459

Выпускъ 3-й.—Вышелъ 1 декабря 1917 г.

стр.

А. Н. Сѣверцовъ. Изслѣдованія объ эволюціи низшихъ позвоночныхъ. II. Организація ближайшихъ предковъ позвоночныхъ (продолженіе) (20 рис. въ текстѣ) 503

А. С. Догель. Новыя данныя о строеніи нѣкоторыхъ чувствительныхъ нервныхъ аппаратовъ. I. Нервные аппараты кожицы клюва и языка птицъ (продолженіе) (табл. XXV—XXVIII и 3 рис. въ текстѣ) 657

В. Ф. Мартыновъ. Концевые нервные аппараты во влагалищѣ человѣка и млекопитающихъ (табл. XXIX) 731

Ю. А. Филипченко. Измѣнчивость и наслѣдственность черепа у млекопитающихъ (продолженіе) (табл. XXX—XXXI и 1 рис. въ текстѣ). II. 747

HARVARD UNIVERSITY
SCHOOL OF MEDICINE AND PUBLIC HEALTH
LIBRARY

16 MAR 1936

Gift: Marine Biological Laboratory
Library

ОТЪ РЕДАКЦІИ.

Русскіе ученые давно сознавали настоятельную потребность въ изданіи спеціальныхъ научныхъ журналовъ по различнымъ отраслямъ знанія на подобіе тѣхъ, какіе уже въ теченіе многихъ десятковъ лѣтъ существуютъ за границей.

Необходимость въ такихъ журналахъ особенно остро ощущалась представителями біологическихъ наукъ, такъ какъ научные труды, именно по указаннымъ дисциплинамъ требуютъ часто иллюстраціи многочисленными и иногда дорого стоющими рисунками. Отсутствіе въ Россіи подобныхъ журналовъ служило главной причиной, почему русскіе біологи должны были не только писать свои работы на иностранныхъ языкахъ, но и помѣщать ихъ въ заграничныхъ (преимущественно нѣмецкихъ) журналахъ, отлично обставленныхъ во всѣхъ отношеніяхъ.

Будучи представителемъ одной изъ біологическихъ наукъ, я уже съ давнихъ поръ мечталъ основать русскій журналъ по нѣкоторымъ отраслямъ біологіи, а именно, по анатоміи, гистологіи и эмбріологіи, имѣющимъ въ Россіи немало видныхъ спеціалистовъ. Но для осуществленія моей мысли, понятно, необходимы были средства.

Въ Россіи пока очень трудно, почти невозможно, найти издателя для чисто научнаго и притомъ спеціальнаго журнала, интересующаго ограниченный кругъ читателей и, въ лучшемъ случаѣ, могущаго лишь окупить расходы по изданію. Поэтому мнѣ оставался только одинъ выходъ—обратиться за матеріальной помощью къ лицамъ, сочувствующимъ моей мысли и, въ этомъ отношеніи,

мною уже были сдѣланы нѣкоторыя попытки, которыя, вѣроятно, въ концѣ концовъ, и увѣнчались бы успѣхомъ. Обстоятельства, однако, сложились иначе и въ болѣе благопріятномъ смыслѣ. Постъ Министра Народнаго Просвѣщенія занялъ графъ Павелъ Николаевичъ Игнатьевъ, къ которому я и рѣшилъ обратиться съ просьбой оказать поддержку въ дѣлѣ изданія журнала: „Русскій Архивъ Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи", путемъ ассигнованія изъ суммъ Министерства необходимыхъ для этого средствъ. Просьба моя была встрѣчена графомъ П. Н. Игнатьевымъ весьма сочувственно, и вскорѣ затѣмъ уже оказалось возможнымъ приступить къ изданію названнаго журнала, которое вызвало живой откликъ среди русскихъ ученыхъ. Это является доказательствомъ своевременности и потребности въ такомъ журналѣ и въ то же время служитъ залогомъ его успѣха и процвѣтанія въ будущемъ.

Принимая во вниманіе, что осуществленіе столь важнаго дѣла, какъ изданіе спеціальнаго научнаго журнала, обязано всецѣло графу П. Н. Игнатьеву, я и позволяю себѣ высказать ему здѣсь отъ лица русской науки самую искреннюю и глубокую признательность.

Редакторъ проф. *А. Догель.*

Изслѣдованія объ эволюціи низшихъ позвоночныхъ.

I. Морфологія скелета и мускулатуры головы циклостомъ.

А. Н. Сѣверцова,

Профессора Московскаго Университета.

---

1. Очеркъ взглядовъ на вопросъ о происхожденіи циклостомъ.

Морфологическое значеніе отдѣльныхъ частей черепа и висцеральнаго скелета циклостомъ представляется до сихъ поръ весьма неяснымъ, и вслѣдствіе этого мнѣнія авторовъ относительно систематическихъ и филогенетическихъ отношеній между круглоротыми, или циклостомами, и рыбами (гнатостомами) далеко не могутъ считаться установленными. Въ послѣдующемъ мнѣ еще придется заняться подробнымъ разборомъ этого послѣдняго вопроса; теперь же, прежде чѣмъ перейти къ изложенію результатовъ собственныхъ изслѣдованій надъ строеніемъ и развитіемъ скелета и мускулатуры миногъ, я очень коротко изложу взгляды различныхъ авторовъ, занимавшихся изученіемъ головного скелета циклостомъ; я разберу этотъ спеціальный вопросъ не во всей его полнотѣ, а лишь постольку, поскольку выводы авторовъ имѣли значеніе для нашихъ взглядовъ на систематическое положеніе и на филогенезъ циклостомъ.

При этомъ обзорѣ я остановлюсь преимущественно на миногахъ и оставлю въ сторонѣ миксинъ, которыхъ я до сихъ поръ не имѣлъ случая изслѣдовать *).

*) Я надѣюсь, что миксинамъ мнѣ удастся посвятить отдѣльное изслѣдованіе; вопросъ же объ филогенетическихъ отношеніяхъ между миксинами и миногами, поскольку его можно рѣшить на основаніи литературныхъ данныхъ, я разбираю въ общей части настоящей работы.

Весьма большое вліяніе на толкованіе морфологическаго значенія отдѣльныхъ элементовъ скелета головы циклостомъ, анатомическое строеніе которыхъ было подробно описано въ классическихъ изслѣдованіяхъ I. Мюллера (1833—1843), имѣли изслѣдованія Т. Г. Гексли; впервые онъ очень коротко изложилъ свои взгляды на значеніе составныхъ частей черепа миногъ въ своей знаменитой „Croonian Lecture“ (1858) и въ „Lectures on the elements of comparative anatomy, on the classification of animals and on the vertebrate skull“ (1864), а затѣмъ развилъ ихъ подробнѣе въ появившейся въ 1876 г. работѣ „On the nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon“. Въ этой послѣдней работѣ Гексли слѣдующимъ образомъ устанавливаетъ гомологію между элементами черепа циклостомъ и гнатостомъ: „хрящевой стебелекъ языка“ I. Мюллера, который онъ обозначаетъ какъ „lingual cartilage“, онъ гомологизируетъ съ непарнымъ хрящемъ (copula) подъязычной дуги (basihyale), а тѣ хрящи, которые онъ обозначаетъ какъ „cornual cartilage“ и „styliform process“ (рис. 17, P. hpt. M. и MB_1), онъ приравниваетъ боковымъ частямъ гіоидной дуги. Медіальный вентральный хрящъ, который I. Мюллеръ обозначаетъ какъ подъязычный, Гексли признаетъ за образованіе гомологичное basibranchiale, s. copula челюстной дуги гнатостомъ. Сравнивая черепъ миноги съ черепомъ гнатостомъ, Гексли очень опредѣленно высказывается, что между черепомъ циклостомъ и черепомъ головастиковъ безхвостыхъ амфибій существуетъ основное сходство, которое приводитъ къ представленію объ одномъ и томъ же планѣ строенія, лежащемъ въ основѣ тѣхъ и другихъ. Что касается до миксинъ, организація которыхъ выше организаціи миногъ, то, по мнѣнію Гексли, ее легче свести на общій планъ строенія челюстныхъ позвоночныхъ, чѣмъ организацію миногъ.

Гипотеза Гексли относительно систематическаго родства между циклостомами и сравнительно высоко стоящими гнатостомами (безхвостыми амфибіями) точно такъ же, какъ спеціальныя гомологіи, установленныя имъ между отдѣльными элементами черепа, имѣли очень большое вліяніе на послѣдующихъ авторовъ, которые, по

примѣру Гексли, стали сравнивать элементы скелета циклостомъ съ частями уже спеціализованнаго скелета сравнительно высоко стоящихъ позвоночныхъ. Мысль о томъ, что организація циклостомъ могла остановиться на такой стадіи филогенетической эволюціи, на которой многія черты, характеризующія высшихъ позвоночныхъ, еще не были развиты, не была принята во вниманіе. Такъ П. Фюрбрингеръ (1875) въ своихъ классическихъ изслѣдованіяхъ о головной мускулатурѣ циклостомъ почти цѣликомъ принимаетъ гомологизацію элементовъ черепа, установленную Гексли. Такихъ же взглядовъ держится и А. Шнейдеръ (1879); онъ считаетъ задній проксимальный отдѣлъ подглазничной дужки миноги (рис. 17, C. ept. M.) за гомологъ квадратной кости, а передній отдѣлъ этой дужки за птеригоидный отдѣлъ челюстной дуги. Не вдаваясь въ подробности принимаемыхъ имъ гомологій, отмѣтимъ, что онъ такъ же, какъ и Гексли, придаетъ существенное значеніе сходству между черепомъ миноги и черепомъ головастиковъ безхвостыхъ амфибій. Тѣ же мысли относительно морфологическаго значенія частей скелета циклостомъ и ихъ филогенетическихъ соотношеній мы находимъ въ прекрасномъ изслѣдованіи В. К. Паркера (1883), откуда онѣ перешли почти во всѣ современные учебники сравнительной анатоміи. По Паркеру у миногъ впереди отъ трабекулярной области черепа, съ вентральной стороны отъ обонятельной капсулы, находится этмоидная область черепа, которая, продолжаясь впередъ, образуетъ задній дорсальный хрящъ (hintere Deckplatte I. Мюллера, ethmoideum П. Фюрбрингера); Паркеръ приравниваетъ этотъ хрящъ (рис. 17, C. d. p.) такъ называемымъ рожкамъ трабекулъ (cornua trabecularum) личинокъ безхвостыхъ амфибій. Проксимальная часть подглазничной дужки (рис. 17, C. ept. M.) по его мнѣнію соотвѣтствуетъ „pedicle“ квадратной кости ануръ, самая дужка соотвѣтствуетъ птеригоидной кости. Ея передняя часть представляетъ собой postpalatinum и praepalatinum гнатостомъ. Кромѣ того Паркеръ думаетъ, что ему удалось найти въ черепѣ циклостомъ гомологъ нижней челюсти высшихъ позвоночныхъ.

Онъ считаетъ хрящъ, который Фюрбрингеръ обозначаетъ какъ processus spinosus (anterolateral cartilage Гексли), за дистальный мандибулярный хрящъ и вмѣстѣ съ Гексли признаетъ, что вентральный непарный хрящъ ротового аппарата миноги соотвѣтственно представляетъ собой copula челюстной дуги (median distal mandibula). Что касается до передняго непарнаго дорсальнаго хряща (рис. 17, C. d. a, vordere Deckplatte I. Мюллера), ромбовидныхъ (П. Фюрбрингеръ) и латеральныхъ хрящей, то всѣ эти образованія Паркеръ обозначаетъ неопредѣленнымъ именемъ губныхъ хрящей и сравниваетъ ихъ съ губными хрящами головастиковъ безхвостыхъ амфибій. Тѣ элементы черепа миноги (рис. 17, MB1 и C. ept. M.), которые Гексли гомологизировалъ съ hyomandibulare и hyoideum гнатостомъ, онъ обозначаетъ какъ epi- и ceratohyale. Паркеръ гомологизируетъ, какъ извѣстно, жаберныя дуги циклостомъ не съ настоящими жаберными дугами рыбъ, но съ такъ называемыми наружными жаберными дугами селахій (extrabranchialia). Впереди отъ первой жаберной дуги онъ находитъ extrabranchiale гіоидной дуги (extrahyale) (рис. 17, HB.).

Что касается до систематическаго положенія циклостомъ и до филогенетическихъ отношеній, которыя существуютъ между ними и амфибіями, то Паркеръ такъ же, какъ и Гексли, утверждаетъ, что между миногами, миксинами и безхвостыми амфибіями существуетъ тѣсная связь и что эти три группы ближе другъ другу, чѣмъ къ какой либо иной группѣ *Ichtyopsida*. Несмотря на отсутствіе многихъ сотенъ промежуточныхъ стадій, можно думать, что взрослыя миксиноиды соотвѣтствуютъ личинкамъ миногъ, а взрослую миногу можно приравнять личинкѣ безхвостой амфибіи.

Мы нѣсколько подробнѣе остановились на результатахъ изслѣдованій Паркера потому, что они, помимо своей большой фактической цѣнности, суть наиболѣе полное выраженіе опредѣленнаго направленія изслѣдованія. Представляя собой развитіе идей Гексли, работы Паркера имѣли большое вліяніе на всѣхъ авторовъ, занимавшихся затѣмъ изслѣдованіемъ скелета циклостомъ, даже если они не принимали нѣсколько парадоксальныхъ

выводовъ относительно родства между циклостомами и амфибіями. Основная мысль, которая характеризуетъ это направленіе изслѣдованія, заключается въ томъ, что черепъ и, въ частности, висцеральный скелетъ циклостомъ представляетъ модификацію того типа, который мы находимъ у гнатостомъ, т. е. другими словами, что предки циклостомъ имѣли въ качествѣ функціонирующаго ротового скелета челюстную дугу, состоявшую изъ верхней и нижней челюстей (изъ небноквадратнаго и мандибулярнаго отдѣловъ), подвижно сочлененныхъ другъ съ другомъ.

Изъ послѣдующихъ авторовъ, на которыхъ отразилось только что изложенное направленіе изслѣдованія, отмѣтимъ I. B. Гауса (I. B. Howes, 1892) и Неймайера, которые въ общемъ принимаютъ установленныя Гексли-Паркеромъ гомологіи отдѣльныхъ элементовъ черепа.

Гаусъ считаетъ подглазничную дужку (рис. 17, C. ept. M.) миноги за гомологъ небноквадратнаго хряща низшихъ рыбъ, а praepalatinum (рис. 17, Pr. m.) миноги (Паркеръ) за Меккелевъ хрящъ; соотвѣтственно этому стилевидный и рожковидный хрящи Гексли, по его мнѣнію, представляютъ части гіоидной дуги. Губные хрящи миногъ и миксинъ онъ приравниваетъ къ сложно построеннымъ губнымъ хрящамъ *Callorhynchus* и селахій. На основаніи своихъ изслѣдованій онъ приходитъ къ выводу, что миксины и миноги суть формы систематически близкія другъ къ другу. Мы видимъ, что изслѣдователи, занимавшіеся скелетомъ циклостомъ и сдѣлавшіе изъ своихъ изслѣдованій теоретическіе выводы, руководились мыслью, что циклостомы суть видоизмѣненныя челюстныя позвоночныя, челюсти которыхъ испытали своеобразныя измѣненія и превратились въ сосательный ротовой аппаратъ. Къ такому же выводу приходятъ Эйерсъ и Джексонъ (Ayers and Jackson, 1900) и Стокэрдъ (Stockard, 1905—1906). Мы это подчеркиваемъ, такъ какъ наши изслѣдованія привели насъ къ совершенно иному выводу относительно значенія частей скелета головы циклостомъ. При этомъ большую роль сыграла мысль Гексли о филогенетическихъ соотношеніяхъ

между циклостомами и личинками амфибій, мысль, которая свое наиболѣе опредѣленное выраженіе получила у Паркера.

Эти выводы авторовъ, работавшихъ спеціально надъ скелетомъ циклостомъ, приводятъ насъ къ весьма интересному для насъ вопросу о положеніи циклостомъ въ системѣ и о филогененетическихъ отношеніяхъ между ними и другими низшими позвоночными. Какъ извѣстно, старые авторы причисляли циклостомъ такъ же, какъ и ланцетника, къ рыбамъ. Кювье (1828) считалъ, что хрящевыя рыбы подраздѣляются на двѣ группы: I. *Chondropterygii* со свободными жабрами (отрядъ осетровыхъ); II. *Chondropterygii* съ прикрѣпленными жабрами, съ двумя отрядами: 1. *Selachii*, *s. Plagiostomi*, и 2. *Cyclostomi*. Л. Бонапартъ (1832—1841) признаетъ циклостомъ за подклассъ рыбъ. По І. Мюллеру (1844) *Cyclostomi*, *s. Marsipobranchii*, представляютъ собой подклассъ класса рыбъ съ двумя отрядами: 1. *Hyperoartii* (*fam. Petromyzontes*) и 2. *Hyperotreti* (*fam. Myxinoidei*). Весьма значительное измѣненіе во взглядахъ авторовъ на группу циклостомъ произошло послѣ появленія „Происхожденія видовъ“ Ч. Дарвина, когда былъ выдвинутъ на первый планъ вопросъ о формахъ, которыя могли бы считаться наиболѣе примитивными представителями типа позвоночныхъ и вмѣстѣ съ тѣмъ формами, наиболѣе близкими къ типу предковъ черепныхъ позвоночныхъ.

Какъ мы уже отмѣтили, авторы предшествующей эпохи причисляли циклостомъ къ рыбамъ. Э. Геккель первый въ своей „Общей морфологіи“ (1866) отдѣлилъ циклостомъ отъ рыбъ и образовалъ изъ нихъ самостоятельный классъ позвоночныхъ, которыхъ онъ подъ именемъ *Monorhina* противополагаетъ всѣмъ остальнымъ черепнымъ позвоночнымъ (*Amphirhina*). Онъ считаетъ ихъ формами чрезвычайно примитивными и думаетъ, что рыбы стоятъ ближе къ человѣку и другимъ млекопитающимъ, чѣмъ *Monorhina* къ рыбамъ. Мы, по его мнѣнію, находимъ въ нихъ послѣднихъ живущихъ представителей достигавшей большого разнообразія въ прежнія геологическія эпохи вѣтви позвоночныхъ, которая развилась изъ *Leptocardii* независимо

отъ *Amphirhina*. И позднѣе въ своей „Систематической филогеніи“ Геккель (1895) держится того же взгляда и выводитъ циклостомъ (*Monorhina*) и остальныхъ позвоночныхъ (*Amphirhina*), какъ двѣ самостоятельныя вѣтви черепныхъ позвоночныхъ, изъ гипотетическихъ архикраніатъ. Эти мысли Геккеля получили, какъ извѣстно, широкое распространеніе.

Развитая Паркеромъ мысль Гексли о филогенетической связи между циклостомами и безхвостыми амфибіями, сильно повліявшая на сравнительныхъ анатомовъ, получила значительно меньшее признаніе среди зоологовъ. Мы видѣли, что, по мнѣнію Паркера, миксины, миноги и безхвостыя амфибіи представляютъ собой три послѣдовательныя стадіи одного и того же филогенетическаго ряда, при чемъ миноги представляютъ собой переходную ступень между миксинами и *Anura*. Эти умозаключенія построены на основаніи изученія скелета головы, при чемъ остальныя системы органовъ были оставлены въ сторонѣ; въ послѣднихъ мы находимъ настолько существенныя различія между циклостомами и амфибіями, что въ настоящее время едва ли можно останавливаться на этой гипотезѣ.

Однако, несмотря на то, что взгляды Паркера на соотношенія между циклостомами и амфибіями теперь оставлены большинствомъ зоологовъ, широкимъ распространеніемъ пользуются его взгляды на гомологію отдѣльныхъ частей черепа и висцеральнаго скелета циклостомъ и гнатостомъ. Эти взгляды исходятъ изъ предположенія, что въ каждой части черепа миноги или миксины имѣется элементъ, соотвѣтствующій той или другой части черепа головастика или взрослой лягушки. Это мнѣніе, само собой, является пережиткомъ.

Какъ извѣстно, А. Дорнъ производитъ низшихъ гнатостомъ (т. е. селахій, а вслѣдъ за ними и всѣхъ выше ихъ стоящихъ позвоночныхъ) отъ формъ, близкихъ къ современнымъ кольчатымъ червямъ, и выдвигаетъ на первый планъ сходство между гнатостомами (въ частности, селахіями) и современными аннелидами. При этой гипотезѣ о происхожденіи позвоночныхъ „нельзя найти мѣста для

ланцетника ни среди аннелидъ, ни среди происходящихъ отъ нихъ низшихъ рыбъ, потому что ему не хватаетъ почти всего, что характерно для тѣхъ и другихъ". Но ланцетникъ является несомнѣнно родственнымъ, съ одной стороны, циклостомамъ, съ другой, — асцидіямъ, такъ что мы не можемъ выкинуть его изъ ряда рыбъ и причислить его къ асцидіямъ, не удаляя въ то же время циклостомъ (изъ группы рыбъ). Другими словами, для Дорна является крупнымъ затрудненіемъ тотъ фактъ, что онъ не можетъ признать асцидій и ланцетника за переходныя формы между аннелидообразными предками позвоночныхъ и снабженными челюстями рыбами (гнатостомами). Дорнъ думаетъ избѣгнуть отмѣченныхъ затрудненій при посредствѣ своей гипотезы о дегенераціи неудобныхъ для него формъ животныхъ. Онъ отмѣчаетъ, что циклостомы въ извѣстныхъ отношеніяхъ являются какъ бы паразитными животными и ссылается на общій біологическій законъ, по которому паразитизмъ приводитъ къ регрессивнымъ измѣненіямъ и, въ концѣ концовъ, къ общей деградаціи всего организма. По его мнѣнію, на циклостомъ мы должны смотрѣть какъ на регрессивно измѣненныхъ рыбъ, которыя утратили цѣлый рядъ сдѣлавшихся ненужными, вслѣдствіе паразитическаго образа жизни, органовъ. Такъ, у нихъ нѣтъ ни парныхъ, ни непарныхъ конечностей, которыя, по Дорну, существовали у ихъ рыбообразныхъ предковъ. Положительныхъ доказательствъ этого послѣдняго предположенія Дорнъ не приводитъ. Кромѣ того, мы, по его мнѣнію, находимъ частичную редукцію въ черепѣ и въ другихъ органахъ головы циклостомъ: малая величина глазъ, простота строенія органа слуха, строеніе органа обоняніе объясняются, по Дорну, болѣе или менѣе сильной редукціей этихъ органовъ. Въ видахъ компенсаціи этихъ регрессивныхъ измѣненій ротовой скелетъ и жаберный аппаратъ измѣнились прогрессивно и сдѣлались сложнѣе. Къ тѣмъ же выводамъ Дорнъ приходитъ и относительно другихъ сторонъ организаціи циклостомъ; эти послѣднія, по его мнѣнію, суть выродившіяся рыбы. Идя по тому же пути и переходя къ *Acrania*, онъ находитъ, что ланцетникъ есть не что иное, какъ дегенерировавшая циклостома, потерявшая

большую часть признаковъ, характерныхъ для черепныхъ позвоночныхъ, вслѣдствіе подземно-подводнаго образа жизни въ пескѣ; такимъ образомъ, имъ потеряны черепъ, дифференцированный головной мозгъ, органы высшихъ чувствъ и т. д. Только жаберная коробка и связанныя съ ней черты организаціи развились, по мнѣнію Дорна, у ланцетника прогрессивно. Предки *Acrania*, по гипотезѣ Дорна, были по организаціи похожи на половозрѣлыхъ ланцетниковъ. Что касается до асцидій, то онѣ представляютъ собой также потомковъ черепныхъ позвоночныхъ, которые вслѣдствіе сидячаго образа жизни дегенерировали еще въ большей степени, чѣмъ *Acrania*, и могутъ быть разсматриваемы какъ дальнѣйшая стадія въ этомъ ряду дегенеративно измѣненныхъ формъ. Филогенетическія отношенія между кольчатыми червями, рыбами, циклостомами, ланцетникомъ и туникатами могутъ быть представлены слѣдующей діаграммой (А).

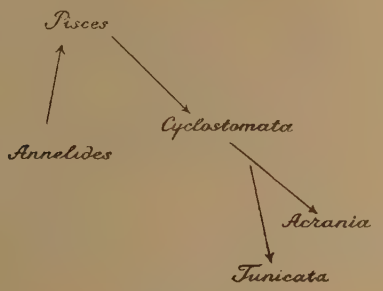


Табл. А.

Въ тѣхъ изъ своихъ послѣдующихъ изслѣдованій, которыя были посвящены циклостомамъ, Дорнъ приходитъ къ слѣдующимъ двумъ важнымъ для насъ выводамъ. Предшествующіе авторы, какъ мы видѣли, предполагали, что жаберныя дуги циклостомъ и, въ частности, миногъ соотвѣтствуютъ наружнымъ дугамъ (extrabranchialia) селахій. Въ пятой „Studie zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers“ (1884) Дорнъ, на основаніи детальнаго изслѣдованія развитія мускулатуры висцеральныхъ дугъ циклостомъ, миногъ и селахій, приходитъ къ выводу, что жаберныя дуги

циклостомъ соотвѣтствуютъ истиннымъ жабернымъ дугамъ гнатостомъ, а не extrabranchialia. Въ IX и XII „Этюдахъ и т. д.“ онъ проводитъ гомологію: 1) между щитовидной железой рыбъ и гипобранхіальными бороздками ланцетника и асцидій и гипобранхіальнымъ мѣшкомъ ланцетника и 2) между псевдобранхіальной бороздкой пескоройки и боковыми рѣснитчатыми бороздками глотки асцидій и спиракулярной жаберной щелью селахій и ганоидъ.

У только что цитированныхъ авторовъ мы находимъ слѣдующія мнѣнія относительно систематическаго положенія циклостомъ: 1. Циклостомы суть низко организованныя рыбы (старые авторы, Гексли, Паркеръ*); 2. Циклостомы суть дегенерировавшія формы, происшедшія отъ типичныхъ рыбъ; простота ихъ организаціи есть явленіе вторичное, обязанное своимъ происхожденіемъ регрессу (Дорнъ). 3. Циклостомы не суть истинныя рыбы, но представляютъ собой самостоятельную группу низшихъ позвоночныхъ, происшедшихъ отъ архикраніатъ (Геккель).

Эти три основныя мнѣнія о филогенетическихъ отношеніяхъ между циклостомами и остальными хордатами имѣли весьма большое вліяніе на взгляды послѣдующихъ авторовъ. Извѣстный американскій палеонтологъ Копе въ 1872 г. предложилъ выдѣлить циклостомъ въ самостоятельный классъ; позднѣе (1889) онъ отдѣляетъ *Leptocardia (Acrania)* отъ черепныхъ позвоночныхъ, подраздѣляетъ этихъ послѣднихъ на *Agnatha*, которыя отличаются отсутствіемъ челюстей, т. е. совершенно особымъ способомъ захватыванія пищи, отъ всѣхъ остальныхъ черепныхъ позвоночныхъ *(Gnathostomata)*; въ группѣ *Agnatha* Копе объединяетъ, во-первыхъ, всѣхъ циклостомъ (миногъ и миксинъ), во-вторыхъ, разнообразныхъ снабженныхъ сложнымъ наружнымъ скелетомъ *Ostracophora*, *s. Ostracodermi*. Признакомъ, на основаніи котораго объединяются въ одну группу такія различныя существа, какъ голыя, лишенныя наружнаго скелета циклостомы и одѣтыя сложно построен-

*) Особенность взглядовъ Гексли и Паркера, сближающихъ рыбообразныхъ предковъ циклостомъ съ амфибіями, отмѣчена нами выше.

нымъ костнымъ панцыремъ остракофоры, является отсутствіе у тѣхъ и другихъ типичныхъ челюстей, т. е. передней висцеральной дуги, расчлененной на palatoquadratum и cart. Meckeli.

По мнѣнію Копе, безчелюстныя позвоночныя (*Agnatha*) представляютъ собой низкую и очень древнюю стадію филогенетической эволюціи позвоночныхъ, которыя произошли отъ одного общаго корня съ рыбами, но отдѣлились отъ этого общаго корня нѣсколько раньше рыбъ. Этотъ взглядъ на систематическое положеніе циклостомъ и на связь ихъ съ остракофорами получилъ распространеніе, главнымъ образомъ, среди американскихъ авторовъ.

Въ предыдущемъ мы перечислили наиболѣе распространенные взгляды на филогенезъ циклостомъ и на ихъ отношенія къ гнатостомамъ. Который изъ этихъ взглядовъ является наиболѣе принятымъ въ настоящее время, сказать довольно трудно. Едва ли можно сказать, что теперь существуетъ единообразіе взглядовъ авторовъ относительно филогенетическихъ отношеній между циклостомами и рыбами съ одной стороны и между миногами и миксинами съ другой. Что касается до послѣдняго вопроса, то большинство изслѣдователей склоняется къ мысли о тѣсной связи между миксинами и миногами; М. Фюрбрингеръ держится того мнѣнія, что миноги и миксины отдѣлены другъ отъ друга настолько же, насколько отъ гнатостомъ. Первоначально (1897) онъ предложилъ раздѣлить всѣхъ черепныхъ позвоночныхъ на основаніи строенія palaeo- и neostoma (Купферъ) на три группы, а именно: 1. *Distomata*, *s. Myxinoides*, 2. *Cyclostomata (Petromyzontes)*, 3. *Gnathostomata*. Позднѣе онъ отказался отъ дѣленія позвоночныхъ на основаніи строенія рта и ducti nasopharyngei, но попрежнему держится мнѣнія о глубокихъ различіяхъ, отдѣляющихъ миксинъ отъ миногъ, и на основаніи числа слуховыхъ каналовъ предлагаетъ подраздѣлить черепныхъ позвоночныхъ на: 1. *Monosolenia* (*Myxinoides*), 2. *Disolenia (Petromyzontes)*, 3. *Trisolenia* (*Gnathostomata*). Шиплей (1904) считаетъ циклостомъ за самостоятельный классъ примитивныхъ позвоночныхъ и отмѣчаетъ глубокое различіе, которое существуетъ между ними и остальными

черепными позвоночными (гнатостомами). Гудричъ (1908) и Макъ Брайдъ противополагаютъ ихъ (миксинъ и миногъ), какъ самостоятельную вѣтвь (branch), всѣмъ остальнымъ черепнымъ позвоночнымъ (гнатостомамъ), производя и тѣхъ и другихъ отъ первичныхъ краніатъ. Вудлэндъ (N. F. Woodland, 1913), на основаніи изслѣдованія анатоміи *Geotria* и *Mordacia*, вполнѣ отрицаетъ гипотезу о происхожденіи циклостомъ отъ челюстныхъ позвоночныхъ (гнатостомъ) и не считаетъ возможнымъ провести гомологію между висцеральными дугами миногъ и рыбъ. Въ своихъ предварительныхъ сообщеніяхъ (1911 и 1913) я признаю вполнѣ эту гомологію, но отрицаю происхожденіе циклостомъ отъ рыбъ. Съ другой стороны, Э. Ленбергъ (1906) включаетъ какъ ланцетника *(Leptocardii)*, такъ и *Cyclostomata* въ группу „рыбъ“ въ широкомъ смыслѣ слова.

Не вдаваясь въ болѣе подробное перечисленіе взглядовъ авторовъ на филогенезъ циклостомъ и на ихъ отношенія къ гнатостомамъ, отмѣтимъ, что довольно общей чертой воззрѣній новѣйшихъ авторовъ является стремленіе отдѣлить циклостомъ отъ рыбъ и образовать изъ нихъ самостоятельную систематическую группу; при этомъ предполагается, что циклостомы произошли независимо отъ рыбъ, отъ общаго корня черепныхъ позвоночныхъ. Относительно того, какія отношенія существуютъ между циклостомами и остальными черепными позвоночными, т. е. другими словами, какое систематическое значеніе имѣетъ группа циклостомъ, взгляды расходятся весьма значительно: одни считаютъ ихъ за классъ, равноцѣнный остальнымъ классамъ позвоночныхъ, т. е. дѣлятъ всѣхъ черепныхъ позвоночныхъ на шесть классовъ *(Cyclostomata, Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia)*, другіе противополагаютъ *Cyclostomata* всѣмъ остальнымъ черепнымъ позвоночнымъ вмѣстѣ (*Gnathostomata*), придавая имъ, такимъ образомъ, значеніе систематической группы, равноцѣнной всѣмъ остальнымъ черепнымъ позвоночнымъ, взятымъ вмѣстѣ („branch“ Гудрича); наконецъ, нѣкоторые, какъ напримѣръ М. Фюрбрингеръ, признаютъ еще болѣе глубокое различіе между разсматриваемыми группами, такъ какъ подраздѣляютъ всѣхъ черепныхъ позвоночныхъ на

три равноцѣнныя группы (миноги, миксины и гнатостомы). Въ мои задачи не входитъ дѣлать полнаго обзора литературы вопроса о систематическомъ положеніи циклостомъ и объ ихъ филогенезѣ, но уже на основаніи сказаннаго мы видимъ, что мнѣнія авторовъ далеко не сходятся между собою и что вопросъ о систематическомъ положеніи циклостомъ, или о филогенетическихъ соотношеніяхъ между ними и остальными позвоночными, подлежитъ основательному пересмотру, при чемъ должны быть приняты во вниманіе, по возможности, всѣ черты организаціи.

Измѣненіе во взглядахъ болѣе новыхъ авторовъ, сравнительно съ прежними, состоитъ въ томъ, что циклостомъ отдѣляютъ отъ рыбъ, какъ представителей, по меньшей мѣрѣ, самостоятельнаго класса; при этомъ большинство цитированныхъ авторовъ признаетъ ихъ за существа въ общемъ болѣе примитивныя, чѣмъ рыбы, хотя и спеціализованныя въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ и дегенерировавшія въ другихъ. Между тѣмъ, мы не должны думать, что мысль Дорна, будто всѣ существенныя особенности циклостомъ суть явленія вторичныя, происшедшія главнымъ образомъ вслѣдствіе дегенераціи, не имѣла вліянія. Хотя идеи Дорна въ настоящее время имѣютъ немного послѣдователей, принимающихъ ихъ цѣликомъ, но, при оцѣнкѣ особенностей организаціи циклостомъ мысль, что они представляютъ собой дегенерировавшія существа, предки которыхъ стояли выше ихъ, является гораздо болѣе распространенной, чѣмъ это можно было бы думать.

Очень большое вліяніе имѣлъ взглядъ на циклостомъ, какъ на дегенерировавшихъ рыбъ, въ истолкованіи морфологіи ихъ скелета. Даже тѣ авторы (какъ напримѣръ: Бриджъ, Гудричъ, Э. Ленбергъ и др.), которые считаютъ циклостомъ за примитивныя формы, принимаютъ для скелета гомологизаціи, установленныя Паркеромъ и его преемниками, т. е. гомологизаціи, въ основѣ которыхъ лежитъ мысль, что части скелета (и другихъ органовъ) циклостомъ даже въ деталяхъ соотвѣтствуютъ частямъ дифференцированнаго и спеціализированнаго скелета гнатостомъ. Для Гексли и Паркера, которые принимали, что существуютъ родственныя отношенія между циклостомами и такими

высокостоящими существами, какъ безхвостыя амфибіи, эта мысль была естественной, но совершенно очевидно, что для авторовъ, которые исходятъ изъ мысли, что циклостомы и гнатостомы раздѣлились на ранней стадіи филогенеза, нѣтъ никакихъ основаній принимать такое предположеніе. Мы видимъ, что вопросъ объ морфологіи скелета циклостомъ нуждается въ основательномъ пересмотрѣ, и этотъ пересмотръ и составитъ первую задачу настоящей работы.

Вторымъ вопросомъ, которымъ намъ придется заняться, есть вопросъ о филогенезѣ циклостомъ и объ ихъ отношеніяхъ къ гнатостомамъ, что мы попытаемся сдѣлать, насколько это возможно, на основаніи всей суммы данныхъ, касающихся организаціи этихъ существъ; въ непосредственной связи съ этимъ стоитъ вопросъ объ организаціи непосредственныхъ предковъ циклостомъ и о строеніи общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, или первичныхъ черепныхъ позвоночныхъ (протокраніатъ). Съ двумя послѣдними вопросами связанъ вопросъ о систематическомъ положеніи циклостомъ.

Мы попытались обрисовать въ самыхъ общихъ чертахъ задачи настоящаго изслѣдованія: само собой разумѣется, что на нѣкоторые изъ поставленныхъ нами вопросовъ, напримѣръ, на вопросъ объ организаціи протокраніатъ, мы можемъ дать только гипотетическіе отвѣты; но тщательное и, по возможности, критическое и непредубѣжденное изученіе вопроса показало мнѣ, что результаты, полученные на основаніи изученія весьма различныхъ системъ органовъ какъ у гнатостомъ, такъ и у циклостомъ согласуются между собой, и это заставляетъ меня думать, что въ своихъ гипотетическихъ построеніяхъ я стою на правильномъ пути.

2. Развитіе скелета передней части тѣла миноги.

Настоящая работа начата мной уже нѣсколько лѣтъ тому назадъ, и появленіе ея было задержано независящими отъ меня обстоятельствами. Большая часть эмбріологическаго матеріала по *Petromyzon Planeri* была мной собрана лично въ Неаполѣ. Нѣсколько пескороекъ болѣе позднихъ

стадій развитія были мной получены при посредствѣ В. М. Шимкевича отъ К. М. Дерюгина, за что приношу имъ обоимъ мою искреннюю благодарность. Д. П. Филатовъ предоставилъ мнѣ для наблюденія нѣсколько своихъ серій разрѣзовъ черезъ эмбріоновъ миноги и позволилъ мнѣ привести въ текстѣ нѣкоторые изъ своихъ неопубликованныхъ выводовъ относительно развитія раннихъ стадій скелета. Много помощи оказали мнѣ при данной работѣ мои ученики: Б. С. Матвѣевъ далъ мнѣ нѣсколько эмбріоновъ миноги изъ собраннаго имъ лично матеріала и сдѣлалъ разрѣзы черезъ нихъ; М. Е. Макушекъ подѣлился со мной своимъ матеріаломъ по развитію хвостатыхъ амфибій; Е. В. Рылкова была такъ любезна, что перерисовала для меня нѣкоторые изъ моихъ рисунковъ въ текстѣ. Очень обязанъ я Л. Б. Райвичъ, которая перевела мою работу на французскій языкъ и помогала мнѣ при исправленіи корректуръ. Пользуюсь случаемъ, чтобы высказать всѣмъ этимъ лицамъ, много помогшимъ мнѣ при выполненіи настоящей работы, мою глубокую и искреннюю благодарность.

Способъ обработки матеріала былъ обычный, такъ что на немъ останавливаться не буду и отмѣчу только, что я въ широкой степени пользовался методомъ графической реконструкціи, оказавшимся въ данномъ случаѣ особенно пригоднымъ. Первое сообщеніе о настоящей работѣ было мной напечатано по-русски въ „Протоколахъ Кіевскаго Общества Естествоиспытателей“ въ 1911 г., и затѣмъ короткое сообщеніе было помѣщено въ „Anatomischer Anzeiger“ за 1913 г. Въ 1913 г. появилась работа А. Шалка (A. Schalk, 1913) о развитіи черепного и висцеральнаго скелета миноги; несмотря на то, что наши результаты въ извѣстной степени совпадаютъ (что для меня очень цѣнно, такъ какъ убѣждаетъ меня въ вѣрности моихъ наблюденій), я не сократилъ своего описанія, такъ какъ безъ такого связнаго описанія всего развитія черепа и висцеральнаго скелета миноги для читателя не были бы понятны мои теоретическіе выводы, въ которыхъ, главнымъ образомъ, и лежитъ центръ тяжести настоящаго изслѣдованія.

Я начну описаніе своихъ собственныхъ наблюденій надъ развитіемъ скелета передней части тѣла миноги (*Petromyzon Planeri*) съ довольно ранней стадіи, реконструкція которой дана на рисункѣ 18 (Табл. VI).

Какъ извѣстно, у циклостомъ висцеральный скелетъ закладывается раньше осевого *) скелета головы, т. е. раньше зачатковъ, изъ которыхъ позднѣе образуется собственно черепъ. Эмбріонъ, у котораго видно начало образованія жаберныхъ дугъ, но еще нѣтъ и слѣдовъ закладокъ осевого черепа, изображенъ на реконструкціи рис. 18, сдѣланной по сагиттальнымъ разрѣзамъ.

На этой стадіи отверстіе рта еще не открылось, такъ что энтодермическій кишечникъ еще не сообщается съ наружной средой, но ротовое впячиваніе вполнѣ хорошо развито (рис. 18, M.). Жаберные мѣшки (рис. 18, S. br_1—S. br_7) также еще не открылись наружу жаберными отверстіями, такъ что мы на реконструкціи видимъ рядъ энтодермическихъ выпячиваній передней части кишечнаго канала, которыя непосредственно прилегаютъ къ энтодермѣ.

Непосредственно подъ ухомъ лежитъ первый жаберный мѣшокъ (S. br_1); впереди отъ него помѣщается гіоидный или спиракулярный мѣшокъ (S. H.), который у циклостомъ, какъ извѣстно, никогда не открывается наружу; на этой стадіи онъ виденъ совершенно ясно и похожъ на остальные жаберные мѣшки. Позади перваго (S. br_1) лежатъ остальные шесть жаберныхъ мѣшковъ (S. br_2—S. br_7). На реконструкціи изображены мозгъ съ его отдѣлами C_1, C_2, C_3 (въ абрисѣ), глазъ (Oc.) и ухо (Au.): глазъ находится на стадіи бокала съ двойной стѣнкой, а въ ухѣ уже хорошо развитъ ductus endolymphaticus. Хорошо видно отношеніе нервовъ къ остальнымъ органамъ и, что для насъ особенно интересно, къ висцеральнымъ щелямъ и дугамъ; дорсально отъ глаза проходитъ n. trigeminus I съ его гангліемъ (V_1); между глазомъ и ухомъ помѣщается ганглій n. trigemini II (V_2); r. mandibularis medialis (r. md. m. V) проходитъ по

*) Я въ настоящей работѣ не буду касаться развитія спинной струны; само собой разумѣется, что она закладывается раньше всѣхъ остальныхъ скелетныхъ образованій тѣла.

отношенію къ спиракулярной щели (S. H.) такъ же, какъ нервы (VII, IX, X_1...) типичныхъ жаберныхъ щелей по отношенію къ своимъ щелямъ или (на этой стадіи) мѣшкамъ (S. br_1, S. br_2, S. br_3...). На рисункѣ 18 это отношеніе жаберныхъ вѣтвей n. n. facialis, glossopharyngei и vagi (VII, IX, X_1...) къ соотвѣтствующимъ жабернымъ мѣшкамъ и висцеральнымъ дугамъ видно вполнѣ ясно: каждый нервъ проходитъ между двумя жаберными мѣшками. Изъ скелетныхъ образованій на этой стадіи мы видимъ только шесть переднихъ жаберныхъ дугъ (A. br. 1 - A. br. 6), которыя представляютъ собой короткія палочки, состоящія изъ прохондральной ткани и лежащія, какъ видно на рисункѣ, въ промежуткахъ между соотвѣтствующими мѣшками; первая дужка лежитъ позади перваго истиннаго жабернаго мѣшка, въ области n. glossopharyngei; впереди отъ нея, въ области личнаго нерва еще нѣтъ дужки; остальнымъ жабернымъ дужкамъ (A. br 2, A. br 3, A. br 4...) соотвѣтствуютъ гангліи и вѣтви n. vagi (X_1...). Седьмая жаберная дужка еще не образовалась. Строеніе самыхъ жаберныхъ дужекъ на этой ранней стадіи развитія является весьма интереснымъ: онѣ представляютъ собой недлинныя, очень мало изогнутыя, прохондральныя дужки, весьма напоминающія жаберныя дужки эмбріоновъ гнатостомъ въ началѣ ихъ развитія; если мы примемъ въ соображеніе, что жаберныя дуги циклостомъ на болѣе позднихъ стадіяхъ развитія отличаются своей сложной изогнутой формой, то форма ихъ на раннихъ стадіяхъ является весьма замѣчательной: мы можемъ не безъ основанія думать, что изогнутость, отличающая ихъ на болѣе позднихъ стадіяхъ, есть признакъ вторичный, пріобрѣтенный циклостомами уже послѣ ихъ отдѣленія отъ общаго корня. Другихъ скелетныхъ образованій на этой стадіи мы не находимъ.

На нѣсколько болѣе поздней стадіи, изображенной на рисункѣ 1 (Табл. I), развитіе подвинулось довольно значительно впередъ. Главные отдѣлы головного мозга (C_1, C_2, C_3) видны гораздо яснѣе, чѣмъ на предыдущей стадіи. Также подвинулось впередъ и развитіе глаза (Oc). Въ передней части головы мы ясно видимъ обонятельную ямку и каналъ

гипофизы (Hyp), которые открываются вмѣстѣ наружу общимъ отверстіемъ (рис. 1, N); послѣднее обыкновенно называютъ ноздрей циклостомъ; позднѣе мы разберемъ подробно значеніе связи между гипофизой и органомъ обонянія, а теперь отмѣтимъ, что отверстіе полости, въ которую открывается съ одной стороны обонятельная ямка, съ другой стороны гипофиза, вполнѣ очевидно не соотвѣтствуетъ отверстію ноздри, т. е. отверстію только обонятельной ямки гнатостомъ. Поэтому обозначать это отверстіе (N) какъ ноздрю, а самыхъ циклостомъ обозначать какъ *Monorhina* (Геккель) является совершенно неправильнымъ. Единственное отверстіе, посредствомъ котораго вторично сообщается органъ обонянія съ наружной средой, не соотвѣтствуетъ ноздрямъ гнатостомъ, а есть совершенно своеобразное образованіе, гомолога котораго мы у гнатостомъ не находимъ. Мы его будемъ обозначать какъ назогипофизарное отверстіе.

Ротовое отверстіе открылось наружу (M), и образовался velum (Vel); впереди отъ жаберныхъ дугъ мы видимъ наружныя отверстія жаберныхъ мѣшковъ, имѣющія полулунную форму (K_1—K_7).

Спинная струна (Ch) на этой стадіи относительно очень толста и состоитъ изъ сильно вакуолизированныхъ клѣтокъ, содержащихъ еще зернышки желтка. Передній конецъ хорды, лежащій подъ infundibulum (I), заостренъ и загнутъ въ вентральномъ направленіи. На этой стадіи уже началось образованіе осевого черепа, который частью состоитъ изъ прохондральной ткани, частью изъ мезенхимы. По обѣимъ сторонамъ хорды (Ch), вентрально отъ глазъ (Oc) и медіально отъ гангліевъ предслуховыхъ нервовъ, расположены двѣ скелетныхъ пластинки, которыя всѣ авторы (слѣдуя за В. К. Паркеромъ) обозначали какъ trabeculae cranii (рис. 1, P. ch. a и C. p. ch.) или черепныя перекладины *). Онѣ представлены двумя продольно

*) Мы прилагаемъ къ этимъ образованіямъ терминъ „черепныхъ перекладинъ“, „trabeculae cranii“ только временно; какъ мы увидимъ, онѣ не соотвѣтствуютъ обозначаемымъ этимъ именемъ элементамъ черепа гнатостомъ и должны быть обозначены особымъ терминомъ.

расположенными стержнями, которые охрящевѣли посерединѣ и еще мезенхиматозны на концахъ. Эти „трабекулы“ имѣютъ форму изогнутыхъ стержней, задніе концы которыхъ прилегаютъ къ спинной струнѣ (Ch) и вмѣстѣ съ ней образуютъ основаніе черепа пескоройки. Передніе концы этихъ стержней расходятся, охватывая основаніе мозга (C. p. ch.). Эти такъ называемыя трабекулы прилежатъ къ дорсальной поверхности хорды, и свободные концы ихъ продолжаются въ направленіи оси тѣла, такъ что передній загнутый внизъ конецъ хорды лежитъ вентрально отъ концовъ трабекулъ. Эта свободная часть трабекулъ относительно очень коротка. Форма трабекулъ (P. ch. a и C. p. ch.) еще лучше видна на рис. 9 (Табл. III), представляющемъ реконструкцію, сдѣланную по фронтальнымъ разрѣзамъ черезъ нѣсколько болѣе позднюю стадію.

Что касается до вопроса о происхожденіи такъ называемыхъ трабекулъ миноги, весьма, какъ мы увидимъ, важнаго для опредѣленія ихъ морфологическаго значенія, то онъ былъ изученъ въ прекрасной работѣ Кольцова о развитіи головы миноги (1901); результаты Кольцова были провѣрены и подтверждены Д. П. Филатовымъ *). По этимъ изслѣдованіямъ, трабекулы миногъ развиваются на счетъ склеротомовъ трехъ переднихъ сомитовъ головы миноги. Въ одной изъ своихъ прежнихъ работъ (Сѣверцовъ 1898) я высказалъ предположеніе, что двѣ передніе головныя полости позвоночныхъ (я тогда имѣлъ въ виду скатовъ) принадлежатъ по способу развитія къ висцеральной мускулатурѣ тѣла. Изслѣдованія Кольцова и послѣдующихъ авторовъ, занимавшихся этимъ вопросомъ, заставляютъ меня отказаться отъ этого мнѣнія; я признаю теперь, что всѣ сомиты головы какъ циклостомъ, такъ и гнатостомъ являются образованіями гомодинамными сомитамъ туловища и принадлежатъ къ аксіальной, а не къ висцеральной мезодермѣ.

Но если скелетныя образованія, которыя у миногъ мы обозначаемъ именемъ „трабекулъ“, развиваются изъ

*) Работа Филатова до сихъ поръ не опубликована, но онъ былъ настолько любезенъ, что сообщилъ свои результаты и показалъ рисунки и препараты.

склеротомовъ головныхъ сомитовъ (которые, какъ мы знаемъ, гомодинамны туловищнымъ сомитамъ), то совершенно очевидно, что эти трабекулы представляютъ собой образованія, принадлежащія къ осевому скелету. Положеніе этихъ образованій и ихъ отношенія къ спинной струнѣ, которыя мы только что описали, вполнѣ согласуются съ этимъ заключеніемъ, и мы должны признать, что trabeculae cranii пескоройки (Паркеръ) суть аксіальныя образованія, гомодинамныя верхнимъ дугамъ позвоночника.

Прійдя къ этому выводу, мы должны поставить вопросъ о томъ, имѣемъ-ли мы право продолжать обозначать эти части скелета головы пескоройки, какъ это дѣлали всѣ предшествующіе авторы (и я въ томъ числѣ, Сѣверцовъ, 1897, 1899) терминомъ „trabeculae cranii“, т. е. другими словами, гомологизировать ихъ съ одноименными образованіями гнатостомъ. Не вдаваясь въ подробное обсужденіе этого вопроса, который мы разберемъ ниже, отмѣчу, что мы можемъ сдѣлать два слѣдующихъ предположенія: 1) либо трабекулы гнатостомъ гомологичны трабекуламъ циклостомъ, и въ такомъ случаѣ у всѣхъ позвоночныхъ трабекулы представляютъ собой образованія, принадлежащія осевому скелету; 2) либо такой гомологіи нельзя установить, и въ такомъ случаѣ только что описанныя образованія (трабекулы циклостомъ Паркера) не соотвѣтствуютъ трабекуламъ гнатостомъ и должны быть обозначены другимъ терминомъ. Мои наблюденія надъ развитіемъ трабекулъ у акуловыхъ и у осетровыхъ рыбъ и у хвостатыхъ амфибій (къ которымъ мнѣ придется вернуться въ общей части этой работы), а также наблюденія Д. П. Филатова надъ рептиліями заставляютъ меня признать вторую альтернативу и отказаться отъ гомологизаціи такъ называемыхъ „трабекулъ“ циклостомъ съ трабекулами гнатостомъ. Но, принимая это положеніе, намъ приходится, для того чтобы установить терминологію, разобрать вопросъ о томъ, чему же въ такомъ случаѣ соотвѣтствуютъ такъ называемыя „трабекулы“ циклостомъ?

Мы знаемъ, что эти образованія представляютъ собой части аксіальнаго скелета, гомодинамныя верхнимъ дугамъ позвонковъ и развивающіяся изъ склеротомовъ переднихъ сомитовъ головы. Они представляютъ собой парные хрящи, прилегающіе къ дорсальной поверхности спинной струны. Но мы знаемъ, что въ головѣ гнатостомъ существуютъ элементы скелета, которые занимаютъ совершенно такое же положеніе по отношенію къ сосѣднимъ органамъ, какъ трабекулы циклостомъ: это такъ называемые парахордальные хрящи (parachordalia). У селахій и хрящевыхъ ганоидовъ, т. е. у наиболѣе низко организованныхъ изъ нынѣ живущихъ гнатостомъ, въ той же области, какъ у циклостомъ, т. е. непосредственно впереди отъ слуховой капсулы, въ тѣхъ же отношеніяхъ къ хордѣ и къ нервной системѣ, лежитъ передняя часть парахордальныхъ хрящей, которые развиваются также на счетъ склеротомовъ головныхъ сомитовъ. Въ виду полнаго соотвѣтствія въ положеніи и способѣ развитія между такъ называемыми трабекулами циклостомъ и передней частью парахордальныхъ хрящей селахій и *Chondrostei*, я думаю, что эти образованія гомологичны и что мы можемъ приравнять „трабекулы“ зародышей миноги передней части парахордалій рыбъ. Такъ какъ въ заслуховой области черепа зародышей миноги мы находимъ хрящи, которые я (1897, 1899), на основаніи ихъ положенія и отношеній къ сосѣднимъ частямъ, обозначилъ какъ заднія парахордаліи (parachordalia posteriora), то я предлагаю называть гомодинамныя имъ „трабекулы“ циклостомъ (Паркеръ) передними парахордаліями s. parachordalia anteriora (P. ch. a), а ихъ передніе концы, которые продолжаются впередъ и охватываютъ мозгъ, мы назовемъ „рожками парахордалій“ s. cornua parachordalia (C. p. ch.).

Во избѣжаніе недоразумѣній надо обратить вниманіе еще на слѣдующее. Купферъ думалъ, что онъ нашелъ у зародышей миноги два маленькіе хрящика, спаивающіеся съ трабекулами Паркера, и обозначилъ эти хрящики какъ „переднія парахордаліи“. Позднѣе (1899), я принялъ это мнѣніе Купффера и думалъ, что у пескоройки переднія

парахордаліи Купфера слиты съ трабекулами и образуютъ трабекулярную пластинку. На изслѣдованныхъ мной стадіяхъ развитія пескоройки я свободныхъ парахордалій не видалъ. Кольцовъ не подтвердилъ этихъ наблюденій и не нашелъ переднихъ парахордалій Купфера какъ самостоятельныхъ закладокъ; на основаніи своихъ послѣднихъ наблюденій надъ развитіемъ скелета головы миноги, я долженъ сказать, что я вполнѣ присоединяюсь къ мнѣнію Кольцова: переднихъ парахордалій въ смыслѣ Купфера у миногъ нѣтъ. То, что я теперь предлагаю назвать этимъ именемъ у зародышей миноги, вполнѣ соотвѣтствуетъ trabeculae cranii autorum миноги; можетъ быть было бы лучше, во избѣжаніе недоразумѣній, ихъ назвать инымъ именемъ, но, въ виду ихъ морфологическаго значенія, имя переднихъ парахордалій къ нимъ чрезвычайно подходитъ и замѣнять его другимъ терминомъ было бы неудобно. Такъ какъ мнѣнія Купфера и мое были уже давно опровергнуты Кольцовымъ, и такъ какъ я вполнѣ точно опредѣляю то, что я разумѣю подъ терминомъ parachordalia anteriora, то я думаю, что это названіе не вызоветъ путаницы въ терминологіи.

Результатъ, къ которому мы пришли, т. е. что трабекулы миногъ (parachordalia anteriora + cornua parachordalia) соотвѣтствуютъ ростральнымъ частямъ парахордалій гнатостомъ, приводитъ насъ къ другому вопросу, который мы разберемъ въ общей части, а именно, къ вопросу о томъ, существуютъ ли у миногъ образованія, соотвѣтствующія трабекуламъ гнатостомъ? Пока мы оставимъ этотъ вопросъ открытымъ.

На этой стадіи развитія осевой скелетъ головы представленъ только передними парахордаліями: заднія парахордаліи и капсулы органовъ высшихъ чувствъ еще не заложились. Что касается до висцеральнаго скелета, то на разсматриваемой нами стадіи образованы уже всѣ истинныя жаберныя дуги (рис. 1, Табл. I, A. br. 1—A. br. 7); переднія шесть дугъ уже охрящевѣли, седьмая же еще состоитъ изъ густой мезенхимы. Каждая дужка представляетъ собой довольно длинный поверхностно расположенный хрящевой стержень, помѣщающійся позади соотвѣтствующей

жаберной щели. Въ противоположность тому, что мы видѣли на предшествующей стадіи, этотъ стержень довольно сложно изогнутъ: дорсальные концы второй, третьей, четвертой и т. д. (A. br. 2, A. br. 3, A. br. 4...) жаберныхъ дугъ загнуты медіально и рострально; исключеніе составляетъ первая дуга, дорсальный конецъ которой загнутъ каудально (A br. 1). Картина жаберныхъ дугъ, даваемая реконструкціей рис. 1, дополняется рисункомъ 2 (Табл. II), который представляетъ поперечный разрѣзъ черезъ эмбріона 23 дней, проведенный въ области слуховыхъ капсулъ; на этотъ рисунокъ, по болѣе каудально лежащимъ разрѣзамъ, нанесена первая жаберная дуга. Мы видимъ, что эта дуга въ своей средней части изогнута медіально; тотъ же изгибъ существуетъ и на остальныхъ жаберныхъ дугахъ (рис. 1, A. br. 2, A. br. 3..). Такимъ образомъ, уже на этой ранней стадіи въ жаберныхъ дугахъ начинаютъ развиваться характерные для висцеральныхъ дугъ у миногъ изгибы.

Интересны (для сравненія съ послѣдующими стадіями) отношенія первой жаберной дуги къ осевому скелету. На разсматриваемой стадіи дорсальные концы первой пары жаберныхъ дугъ (A. br. 1) еще не доходятъ до хорды (Ch) и отдѣлены отъ нея осевой мускулатурой туловища (рис. 2, MM); вентрально концы первой пары жаберныхъ дугъ раздѣлены gl. thyreoidea. Уже на этой ранней стадіи мы находимъ начало образованія жаберной рѣшетки, т. е. начало развитія тѣхъ горизонтальныхъ перемычекъ, которыя связываютъ отдѣльныя дуги другъ съ другомъ. Мы видимъ начало этихъ связей на первой и второй жаберныхъ дугахъ: въ серединѣ первой жаберной дуги (рис. 1, A. br. 1) находятся два маленькихъ, рострально направленныхъ отростка, состоящихъ на данной стадіи изъ густой мезенхимы (P.ept$_1$, P.hpt$_1$). Дорсальный изъ этихъ отростковъ (P.ept$_1$) проходитъ надъ первой жаберной щелью (K$_1$), а вентральный подъ ней (P.hpt$_1$). Зачатки такихъ отростковъ, тоже состоящіе изъ мезенхимы, я нахожу и на второй дугѣ (P.ept$_2$, P.hpt$_2$). Гомологизація этихъ образованій не трудна: это — первые зачатки эпитрематическихъ (C.ept$_2$, рис. 17) и гипотрематическихъ комиссуръ (C.hpt$_2$, рис. 17); позднѣе, какъ мы увидимъ, эти отростки превращаются въ

продольныя хрящевыя связи. Два факта имѣютъ при этомъ нѣкоторый теоретическій интересъ: во-первыхъ, что каждая межжаберная связь принадлежитъ метамерно одной дугѣ, а именно той, которая лежитъ позади ея; во-вторыхъ, мы видимъ, что эти комиссуры развиваются въ ростроказдальномъ направленіи. На этой стадіи жаберныя дуги дорсально не соединены между собой (субхордальныя комиссуры) и не связаны съ осевымъ скелетомъ, т. е. съ хордой и съ черепомъ: связи эти, очень характерныя для миногъ, развиваются позднѣе.

Напротивъ, съ вентральной стороны мы видимъ образованіе вентральныхъ или гипобранхіальныхъ продольныхъ комиссуръ. На реконструкціи рис. 1 видно, что вентральные концы жаберныхъ дугъ уже не свободны (ср. рис. 18), но всѣ связаны другъ съ другомъ продольной полосой, состоящей изъ густой мезенхимы (Cv_1—Cv_6), которая позднѣе охрящевѣваетъ и образуетъ вентральныя связи жаберной рѣшетки. На нашей реконструкціи изображена лѣвая полоса; напротивъ ея расположена неизображенная на реконструкціи правая полоса; между этими полосами лежатъ gl. thyreoidea и брюшная аорта. Мы видимъ, что вентральныя связи развиваются нѣсколько иначе, чѣмъ эпи- и гипотрематическія, а именно, не въ видѣ отростковъ на отдѣльныхъ дугахъ, а въ видѣ сплошныхъ мезенхиматическихъ связей.

Мы только что описали двѣ сравнительно раннія стадіи развитія скелета пескоройки. Чтобы дать представленіе объ отношеніяхъ, которыя существуютъ между такъ называемыми трабекулами авторовъ,—нашими передними парахордаліями (parachordalia anteriora)— и другими органами головы, я даю рисунки 3, 4, 5 (Табл. II), которые представляютъ три поперечныхъ разрѣза изъ серіи разрѣзовъ черезъ нѣсколько болѣе поздняго эмбріона. Поперечный разрѣзъ, изображенный на рисункѣ 3, проходитъ черезъ самые передніе концы парахордальныхъ рожковъ (cornua parachordalia, C. pch); слѣдуетъ обратить вниманіе на взаимныя отношенія между этими скелетными образованіями и спинной струной (Ch). Данный поперечный разрѣзъ захватываетъ и самые передніе концы cornua parachordalia и конецъ хорды.

Просматривая разрѣзы, проходящіе далѣе въ ростральномъ направленіи, я нахожу, что черезъ три разрѣза концы рожковъ парахордалій уже исчезли, а конецъ хорды еще виденъ, т. е. другими словами, на этой ранней стадіи развитія, когда эти части скелета только что заложились, конецъ хорды заходитъ далѣе впередъ (въ ростральномъ направленіи) чѣмъ концы такъ называемыхъ трабекулъ, нашихъ cornua parachordalia. Такимъ образомъ, съ самаго начала своего появленія, переднія парахордаліи цѣликомъ образуются въ области хорды, по бокамъ отъ нея, т. е. развиваются въ области аксіальнаго скелета головы; другими словами, это образованія аксіальныя, а не преаксіальныя. Такое положеніе ихъ стоитъ въ полномъ согласіи съ высказаннымъ нами толкованіемъ природы этихъ образованій. Концы переднихъ парахордалій на поперечномъ разрѣзѣ (рис. 3, Табл. II) лежатъ на одномъ горизонтальномъ уровнѣ съ хордой (Ch), на нѣкоторомъ разстояніи отъ нея; съ хордой онѣ соединены полосками мезенхимы. На рис. 4, который проходитъ позади разрѣза, изображеннаго на рисункѣ 3, на уровнѣ глазныхъ пузырей мы видимъ, что переднія парахордаліи приблизились къ хордѣ. Мы видимъ n. trigeminus I (V_1), который проходитъ дорсально отъ глаза. Въ непосредственной близости отъ хорды (Ch) лежатъ переднія парахордаліи (P.ch. a) въ видѣ довольно толстыхъ, круглыхъ стержней, соединенныхъ съ хордой густой мезенхимой. Еще далѣе назадъ (рис. 5) отношенія между хордой (Ch) и передними парахордаліями (P.ch. a) становятся еще болѣе тѣсными, и послѣднія непосредственно прилегаютъ къ оболочкѣ хорды. Ту часть переднихъ парахордалій, которая непосредственно прилегаетъ къ хордѣ (рис. 5), мы могли бы обозначить какъ „базальную“ пластинку (P.ch. a, рис. 5). На разсматриваемой нами стадіи эмбріонъ былъ разложенъ на поперечные разрѣзы въ 8 μ толщиной; девять такихъ разрѣзовъ проходятъ черезъ cornua parachordalia (передній отдѣлъ) и четырнадцать разрѣзовъ черезъ базальную пластинку, т. е. черезъ заднюю часть, гдѣ переднія парахордаліи тѣсно связаны съ хордой. Мы видимъ, такимъ образомъ, что базальная пластинка (т. е. прилегающій къ хордѣ отдѣлъ)

сначала гораздо длиннѣе рожковъ, и что между спинной струной и передними парахордаліями существуетъ самое тѣсное соотношеніе. Но, какъ мы убѣдимся далѣе, вся передняя часть черепной коробки развивается изъ этихъ скелетныхъ элементовъ, другими словами, весь черепъ циклостомъ есть аксіальный или хордальный черепъ: у нихъ нѣтъ прехордальнаго черепа.

На этой стадіи видно начало развитія заднихъ парахордальныхъ хрящей черепа на рисункахъ 6 и 7, которые представляютъ поперечные разрѣзы, проходящіе позади области переднихъ парахордалій. Картина дополняется фронтальнымъ разрѣзомъ той же стадіи, изображеннымъ на рисункѣ 8. На поперечномъ разрѣзѣ (рис. 6) мы видимъ съ каждой стороны хорды (Ch), между ней и слуховымъ пузырькомъ (Au), массу мезенхимы (P. ch. p.), которая тѣсно прилежитъ къ оболочкѣ хорды. Этотъ мезенхимный зачатокъ лежитъ дорсально отъ зачатковъ медіальныхъ частей міотомовъ головы (M.M.). Сравнивая рисунокъ 6 съ рисункомъ 5 (Табл. II), мы видимъ, что положеніе зачатка, который мы обозначили какъ P. ch. p. (рис. 6), относительно хорды (Ch) совершенно то же самое, какъ то, которое (рис. 5) существуетъ между заднимъ отдѣломъ переднихъ парахордалій (P.ch. a) и хордой (Ch); мезенхимный зачатокъ P.ch. p. довольно длиненъ и въ своей задней части соединяется съ дорсальнымъ концомъ первой жаберной дуги. На поперечномъ разрѣзѣ рис. 7 и на фронтальномъ разрѣзѣ черезъ эмбріона той же стадіи, изображенномъ на рис. 8, видны отношенія между этими двумя образованіями: зачатокъ P.ch. p. лежитъ латерально отъ оболочки хорды (тѣсно прилегая къ ней), дорсально отъ медіальной соматической мускулатуры (M.M$_6$.); латерально онъ связанъ съ дорсальнымъ концомъ первой жаберной дуги (A.br. 1). Я смотрю на образованія P. ch. p., какъ на элементы осевого черепа, а именно, какъ на заднія парахордаліи (parachordalia posteriora, Сѣверцовъ 1899), и А. Шалкъ (A. Schalk, 1913), изслѣдовавшій этотъ вопросъ послѣ меня, принимаетъ это толкованіе. Въ виду тѣсной связи, которая существуетъ уже на этой ранней стадіи развитія между задними парахордаліями и первой жаберной дугой, можно было бы

усумниться въ правильности этой гомологизаціи и принять, что зачатокъ P. ch. p. есть образованіе гомодинамное гипохордальнымъ продольнымъ комиссурамъ, соединяющимъ между собой верхніе концы 2-й,.....7-й жаберныхъ дугъ у развитой пескоройки и у взрослой миноги. Но я думаю, что это сомнѣніе не имѣетъ подъ собой никакихъ основаній. Цѣлый рядъ фактовъ показываетъ, что наше первое толкованіе морфологическаго значенія этихъ образованій правильно: въ черепѣ миноги мы имѣемъ настоящія заднія парахордаліи, т. е. части осевого скелета головы, которыя мы можемъ сравнить только съ частями осевого скелета туловища, т. е. съ верхними (невральными) дугами позвоночника. При этомъ утвержденіи я основываюсь на слѣдующихъ фактахъ. 1. Мы видѣли, что эти элементы расположены точно такъ же по отношенію къ хордѣ, какъ базальныя пластинки переднихъ парахордалій и верхнія дуги позвоночника, т. е. дорсолатерально отъ нея; субхордальныя пластинки помѣщаются, напротивъ, на вентральной поверхности хорды. 2. Съ самаго начала заднія парахордаліи лежатъ съ дорсальной стороны отъ медіальныхъ зачатковъ соматическій мускулатуры (М.М.); субхордальныя перемычки располагаются съ вентральной стороны соотвѣтствующаго отдѣла туловищной мускулатуры. 3. Хотя эти зачатки (P. ch. p.) находятся въ связи съ дорсальными отдѣлами первой пары жаберныхъ дугъ еще на мезенхимныхъ стадіяхъ, но мы можемъ сказать, что они образовались in situ, а не какъ выросты жаберныхъ дугъ. На болѣе ранней стадіи развитія, изображенной на рис. 2, мы видимъ по бокамъ хорды, между ней и міотомами, скопленіе мезенхимы, которое стоитъ въ тѣсномъ соотношеніи съ міосептами и по мѣстоположенію вполнѣ соотвѣтствуетъ заднимъ парахордаліямъ: это мезенхимное скопленіе еще не связано съ дорсальными концами первой дуги. На рис. 7 и 8 видно, что между мезенхимной закладкой заднихъ парахордалій и хрящевой жаберной дугой существуетъ рѣзкая граница, и на болѣе позднихъ стадіяхъ хрящевая ткань парахордалій нѣсколько отличается по своему гистологическому строенію отъ ткани жаберной дуги. 4. Наконецъ, та часть дна черепа, которая находится

между слуховыми капсулами и которая развивается изъ заднихъ парахордалій циклостомъ, вполнѣ соотвѣтствуетъ основанію черепа гнатостомъ: у послѣднихъ она образуется изъ несомнѣнно аксіальныхъ образованій (парахордальныхъ хрящей авторовъ). На основаніи всѣхъ этихъ соображеній мы, какъ мнѣ кажется, можемъ съ полной опредѣленностью сказать, что связь между задними парахордаліями и первой висцеральной дугой есть явленіе вторичнаго происхожденія и что заднія парахордаліи первично принадлежатъ къ осевому скелету.

Мы знаемъ, какъ общее правило, что у циклостомъ есть склонность къ образованію весьма тѣсныхъ связей между висцеральнымъ и осевымъ скелетомъ (черепомъ и позвоночникомъ); въ разсматриваемомъ нами случаѣ эта связь устанавливается онтогенетически весьма рано. Очень интереснымъ является вопросъ о соотношеніяхъ между задними парахордаліями и метамерной мускулатурой тѣла, т. е. міотомами. Туловищные мускулы при переходѣ въ голову раздѣляются на два отдѣла: латеральный (M.L. рис. 9, Табл. III) и медіальный (M.M.); первый проходитъ кнаружи отъ слухового пузырька и направляется къ переднему концу головы (M.L.), второй направляется также впередъ, идя медіально и вентрально отъ слуховыхъ капсулъ, латерально отъ хорды (рис. 6, 7, 8, 9, M. M.). Зачатки заднихъ парахордалій прилегаютъ, именно, къ этой медіальной части сегментальной мускулатуры тѣла (рис. 8 M. M_6.). На вопросъ, какимъ сегментамъ головы сотвѣтствуютъ заднія парахордаліи, мы можемъ отвѣтить съ полной опредѣленностью, что онѣ образуются въ области 4-го и 5-го мезодермическихъ сегментовъ головы (по счету Кольцова). На реконструкціи рис. 9 мы видимъ отношенія между мезодермическими сегментами (на этой стадіи міотомами) и задними парахордаліями вполнѣ ясно: parachordalia posteriora представляютъ собой двѣ пластинки (рис. 9, P.ch. p.), которыя лежатъ по бокамъ отъ хорды (Ch) и доходятъ до середины слуховыхъ пузырьковъ (Au). Онѣ залегаютъ въ области медіальныхъ отдѣловъ 4-го и 5-го міотомовъ головы (рис. 9, MM_4 MM_5), считая всѣ сегменты головы; на данной стадіи передніе три сегмента превра-

тились уже въ зачатки глазныхъ мышцъ, такъ что міотомы, о которыхъ идетъ рѣчь, представляютъ собой два переднихъ міотома тѣла. По положенію парахордалій и по отношеніямъ къ міотомамъ, мы имѣемъ всѣ основанія думать, что парахордаліи развились изъ склеротомовъ этихъ сегментовъ. На предыдущихъ стадіяхъ, когда еще не было связи между задними парахордаліями и 1-ой жаберной дугой (рис. 2), мы видѣли, что мезенхимный зачатокъ, изъ котораго они образуются, лежитъ медіодорсально отъ медіальной части міотома (М.М.), очень тѣсно прилегая къ нему; если мы примемъ въ соображеніе, что латеральная часть міотома лежитъ болѣе дорсально, то мы должны признать, что этотъ мезенхимный зачатокъ по положенію соотвѣтствуетъ типичному склеротому. Въ виду этого, мы имѣемъ, какъ мнѣ кажется, полное основаніе пріурочить заднія парахордаліи пескоройки къ 4-му и 5-му сегментамъ головы и сказать, что онѣ развиваются изъ склеротомовъ этихъ сегментовъ.

Но если это такъ, то мы приходимъ къ интересному выводу, что вся черепная коробка (neurocranium) циклостомъ есть, во первыхъ, образованіе аксіальное или парахордальное, гомодинамное нѣкоторому комплексу верхнихъ дугъ позвоночника, а, во вторыхъ, образованіе метамернаго происхожденія, развивающееся изъ мезодермическихъ сегментовъ головы. Передняя часть черепа (переднія парахордаліи) образуются изъ перваго, второго, и третьяго сегментовъ головы (Кольцовъ, Филатовъ), задняя изъ четвертаго и пятаго сегментовъ (Сѣверцовъ). Эти факты не лишены значенія для пониманія строенія черепа циклостомъ: какъ извѣстно, черепъ гнатостомъ состоитъ изъ двухъ отдѣловъ, а именно, хордальнаго, или аксіальнаго, развивающагося въ области хорды, и прехордальнаго (трабекулярнаго), образующагося впереди отъ хорды. Мы пришли къ выводу, что вся черепная коробка циклостомъ образована парахордальными элементами и что въ составъ ея не входитъ прехордальныхъ (преаксіальныхъ) частей скелета. Въ этомъ отношеніи, циклостомы, какъ мы увидимъ, отличаются отъ всѣхъ прочихъ черепныхъ позвоночныхъ. Я не буду теперь обсуждать выводовъ, ко-

торые можно сдѣлать изъ только что описанныхъ наблюденій, такъ какъ мнѣ придется къ нимъ вернутся ниже. Результатъ, къ которому мы пришли, можно формулировать слѣдующимъ образомъ: neurocranium Циклостомъ есть аксіальное, или парахордальное образованіе, развившееся насчетъ склеротомовъ 1-го—5-го сегментовъ головы (по счету Кольцова) и гомодинамное нѣкоторому числу верхнихъ дугъ позвоночника.

Кромѣ только что описанныхъ, мы на данной стадіи не находимъ никакихъ скелетныхъ образованій въ дорсальной части головы пескоройки.

На слѣдующей изслѣдованной мной стадіи первая жаберная дуга плотно приросла къ осевому черепу, т. е. къ заднимъ парахордаліямъ, которыя на этой стадіи уже охрящевѣли; остальныя висцеральныя дуги еще не соединены съ осевымъ скелетомъ, и эпитрематическіе и гипотрематическіе отростки (которые за это время образовались на 3-ей, 4-ой и т. д. дугахъ) еще не образуютъ настоящихъ комиссуръ жаберной рѣшетки.

Въ вентральной области концы всѣхъ жаберныхъ дугъ данной стороны тѣла соединяются другъ съ другомъ полосой гипобранхіальной мезенхимы такъ же, какъ на предыдущихъ стадіяхъ. Эти гипобранхіальныя полосы и ихъ отношенія къ жабернымъ дугамъ и къ кровеноснымъ сосудамъ изображены на рис. 10 (Табл. III), представляющемъ графическую реконструкцію этой области, сдѣланную по фронтальнымъ разрѣзамъ. На этомъ рисункѣ мы видимъ вентральные концы шести переднихъ уже вполнѣ охрящевѣвшихъ дугъ (A . br . 1 — A . br . 6) и седьмой (A . br . 7), состоящей еще изъ густой мезенхимы.

Позади жаберной области находится сердце (H); изъ него выходитъ брюшная аорта (Ao . v), которая скоро раздѣляется на двѣ вѣтви (Ao . v′ и Ao . v″); отъ общаго ствола (Ao . v) аорты отходятъ двѣ заднихъ приносящихъ жаберныхъ артеріи (Art . b . 6 и Art . b. 5), идущія къ 5-ой и 6-ой жабрѣ; послѣдняя жаберная дуга на этой стадіи еще не имѣетъ жаберной артеріи; приносящая жаберная артерія 4-го жабернаго мѣшка отходитъ отъ мѣста раз-

двоенія аорты, и, наконецъ, артеріи 1-го, 2-го и 3-го жаберныхъ мѣшковъ отходятъ впереди отъ мѣста раздвоенія, отъ правой и лѣвой вѣтвей брюшной аорты (рис. 10). Сердце и брюшная аорта, какъ извѣстно, лежатъ съ медіальной и спинной стороны отъ жабернаго скелета, что составляетъ основное отличіе между циклостомами и гнатостомами, у которыхъ, какъ извѣстно, эти органы расположены вентрально и латерально отъ жабернаго скелета. Какъ видно изъ рисунка, брюшные концы всѣхъ дугъ каждой стороны тѣла соединены другъ съ другомъ посредствомъ продольной полосы мезенхимы, образующей такъ называемыя вентральныя комиссуры ($C\ v_1 — C\ v_6$) жаберной рѣшетки миноги. Границы между хрящевыми концами дугъ и мезенхимными связями между ними ясно видны. Сравнивая рис. 1 и рис. 10, мы совершенно ясно видимъ положеніе этихъ вентральныхъ комиссуръ и ихъ отношенія къ брюшной аортѣ и приносящимъ жабернымъ сосудамъ, такъ что я не буду дольше останавливаться на ихъ описаніи.

Слѣдующая стадія развитія скелета пескоройки видна на реконструкціи рис. 15, сдѣланной по серіи сагиттальныхъ разрѣзовъ. На рисункѣ видно положеніе хорошо дифференцированныхъ отдѣловъ мозга (C_1, C_2, C_3), органа обоняніа и гипофизы (Нур.), глазъ (Ос.) и слухового пузырька (Au) и черепныхъ нервовъ (V_1, V_2, VII, IX, X). На описаніи этихъ органовъ я останавливаться не буду и прямо перейду къ скелету головы. Переднія парахордаліи (рис. 15, Pch. a.) весьма сильно выросли въ длину, и передніе концы ихъ (cornua parachordalia, C . p . ch.) обхватываютъ передніе отдѣлы головного мозга (C_1) съ обѣихъ сторонъ: они на этой стадіи выдаются впередъ отъ передняго конца спинной струны (ср. рис. 1).

На предшествующей стадіи задніе концы переднихъ парахордалій только доходили до слуховыхъ пузырьковъ; теперь они (рис. 15. Pch. a.) вдвинулись между слуховыми пузырьками. На базальной пластинкѣ, впереди отъ слухового пузырька, на этой стадіи развитія закладывается весьма интересное образованіе, а именно отростокъ MB (рис. 15). Отростокъ этотъ находится между гангліями

trigemini II (V_2) и facialis (VII). Этотъ отростокъ развивается въ связи съ базальной пластинкой, но отличается отъ нея по своему гистологическому строенію: базальная пластинка на этой стадіи состоитъ изъ хряща, а отростокъ MB изъ густой мезенхимы.

Этотъ отростокъ, который впослѣдствіи, когда онъ охрящевѣетъ, образуетъ собой проксимальную часть такъ называемаго „стилевиднаго хряща" англійскихъ авторовъ, былъ въ учебникахъ сравнительной анатоміи обозначенъ какъ зачатокъ гіоидной дуги (Гегенбауръ 1898, Видерсгеймъ 1906, Кингслей 1912). Паркеръ и вслѣдъ за нимъ цѣлый рядъ авторовъ признаетъ этотъ отростокъ у пескоройки за гомологъ птеригоиднаго отдѣла челюстной дуги гнатостомъ. Такъ же, какъ только что цитированные авторы, я признаю этотъ отростокъ за часть, принадлежащую къ висцеральному скелету, но несогласенъ съ тѣми спеціальными гомологизаціями ея, которыя были установлены ими.

Положеніе этого зачатка (MB) и его отношенія ко 2-му тройничному и къ личному нервамъ (рис. 15, V_2 и VII) не позволяютъ мнѣ признать этотъ отростокъ за гомологъ гіоидной дуги; но при этомъ я не могу согласиться и съ Паркеромъ, ибо для меня совершенно очевидно, что это образованіе не представляетъ собой гомолога какого либо элемента спеціализированнаго челюстнаго аппарата гнатостомъ.

Въ виду этого, интересно нѣсколько ближе ознакомиться съ развитіемъ даннаго образованія. Рисунокъ 13 представляетъ собой фронтальный разрѣзъ черезъ интересующую насъ область головы пескоройки на стадіи, когда отростокъ MB только что образуется. Мы видимъ парахордальный рожокъ (C . p . ch) лѣвой стороны, продолжающійся назадъ въ парахордальную базальную пластинку, плотно прилегающую къ хордѣ; эти части вполнѣ охрящевѣли. Далѣе назадъ мы видимъ слуховой пузырекъ (Au) и гангліи n. facialis (V_2) и acustici (VII) *).

*) На рис. 13 ганглій facialis ошибочно обозначенъ V_2 вмѣсто VII, а ганглій слухового нерва вмѣсто VIII обозначенъ VII.

Впереди отъ ганглія личнаго нерва (V_2 рис. 13) появился первый мезенхимный зачатокъ проксимальнаго отдѣла стилевиднаго хряща (MB). Хотя онъ закладывается и въ связи съ задней частью переднихъ парахордалій, но тѣмъ не менѣе отличается по своему гистологическому строенію и по времени закладки: на стадіи, когда парахордаліи вполнѣ охрящевѣли, онъ (MB) еще состоитъ только изъ мезенхимы. Мы не можемъ сказать, что въ разсматриваемомъ нами образованіи мы имѣемъ передъ собой просто выростъ парахордалій, который постепенно растетъ изъ мѣста своего образованія; мы имѣемъ самостоятельное образованіе, которое въ теченіе филогенеза срослось съ осевымъ черепомъ и закладывается въ связи съ нимъ, но охрящевѣваетъ значительно позднѣе его *). Поэтому намъ приходится признать, что MB есть элементъ, принадлежащій не осевому скелету, а висцеральному и представляетъ собой дорсальную часть висцеральной дуги. Отношеніе зачатка MB къ гангліямъ черепныхъ нервовъ стоитъ въ полномъ согласіи съ этимъ предположеніемъ. Существуетъ нѣкоторый паралеллизмъ между закладкой зачатка MB по отношенію къ переднимъ парахордаліямъ и закладкой первой жаберной дуги по отношенію къ заднимъ парахордаліямъ, съ той разницей, что порядокъ закладки здѣсь обратный: такъ же, какъ и тамъ, мы имѣемъ два первично раздѣльныхъ образованія – висцеральную дугу и участокъ осевого скелета, которые прежде были самостоятельны, а теперь закладываются въ связи другъ съ другомъ и сохранили слѣды прежней самостоятельности только во времени закладки и порядкѣ охрящевѣнія.

Если мы признаемъ, что данное образованіе представляетъ собой дорсальную часть висцеральной дуги, то мы должны поставить вопросъ о томъ, какой дугѣ гнатостомъ эта дуга можетъ соотвѣтствовать? Я уже указалъ что прежніе авторы сравнивали это образованіе частью съ гіоидной дугой низшихъ челюстныхъ позвоночныхъ, частью

*) Примѣровъ такой связной закладки первоначально раздѣльныхъ элементовъ мы знаемъ много: укажу на такія закладки въ tarsus рептилій и амфибій (ср. Сѣверцовъ 1908, Шмальгаузенъ 1915).

съ птеригоиднымъ отдѣломъ челюстной дуги рыбъ и амфибій. Я думаю, что положеніе зачатка MB говоритъ рѣшительно противъ этихъ обоихъ предположеній. На рисункахъ 15 и 13 мы видимъ, что зачатокъ MB лежитъ между гангліями facialis и trigemini II: мы уже видѣли, что у пескоройки каждая жаберная дуга лежитъ между двумя гангліями черепныхъ нервовъ, что мы можемъ представить слѣдующей схемой:

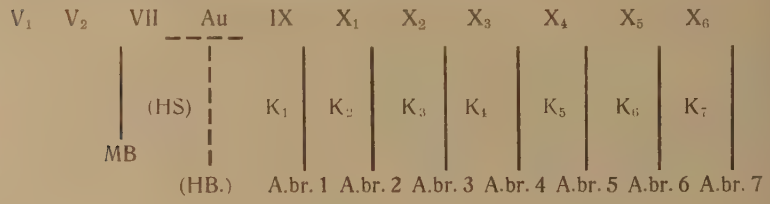


Табл. B.

V_1—n. trigeminus I; V_2—n. trigeminus II; VII—n. facialis; IX—n. glossopharyngeus, X_1... X_6—gangl. branchiales n. vagi; A. br. 1..., A. br. 7—1-ая... 7-ая жаберныя дуги; HS—1-ая преджаберная (спиракулярная) жаберная щель; K_1... K_7—1-ая... 7-ая жаберныя щели. HB—1-ая преджаберная дуга (на этой стадіи еще не развита). MB—дорсальный отдѣлъ второй преджаберной дуги.

Мы знаемъ, что у селахій первая настоящая жаберная дуга помѣщается между n. n. glossopharyngeus и vagus I такъ, что вдоль этой дуги проходятъ r. posttrematicus glossopharyngei и r. praetrematicus vagi. Гіоидная дуга у селахій (которыхъ мы беремъ здѣсь только какъ примѣръ примитивныхъ гнатостомъ) лежитъ между личнымъ и язычноглоточными нервами и инервируется r. postrematicus n. facialis (truncus hyomandibularis) и r. praetrematicus n. glossopharyngei.

Челюстная дуга лежитъ впереди, между n. n. trigeminus и facialis; къ ней идутъ, какъ я недавно показалъ, r. posttrematicus n. trigemini, s. r. mandibularis trigemini и r. praetrematicus internus facialis. Эти отношенія выражены на таблицѣ C. Сравнивая отношеніе частей скелета и нервовъ у циклостомъ и у гнатостомъ, мы видимъ, что висцеральная дуга, или точнѣе часть дуги MB (рис. 15 и 13 и та-

блица B) циклостомъ не можетъ соотвѣтствовать гіоидной дугѣ гнатостомъ, такъ какъ она лежитъ между тройничнымъ (V_2) и личнымъ (VII) нервами, а не между личнымъ (VII) и язычноглоточнымъ (IX). Наоборотъ, положеніе дуги MB циклостомъ между V_2 и VII нервами совершенно то, которое занимаетъ челюстная дуга гнатостомъ (табл. C). Въ виду этихъ отношеній между элементами висцеральнаго скелета и нервами у циклостомъ и у гнатостомъ, мы съ полной увѣренностью можемъ сказать, что элементъ MB пескоройки соотвѣтствуетъ дорсальному отдѣлу челюстной дуги гнатостомъ. Но, признавая эту гомологію, мы должны отмѣтить, что у насъ нѣтъ никакихъ основаній думать, что у предковъ циклостомъ эта дуга была дифференцирована по типу гнатостомъ, т. е. раздѣлена на подвижно сочленяющіеся небноквадратный и Меккелевъ хрящи: далѣе намъ придется вернуться къ этому вопросу, а теперь я только отмѣчаю, что мы не имѣемъ основаній гомологизировать этотъ дорсальный отдѣлъ первой преспиракулярной висцеральной дуги циклостомъ съ какимъ либо отдѣломъ спеціализированнаго челюстнаго аппарата гнатостомъ, какъ то дѣлаетъ В. К. Паркеръ.

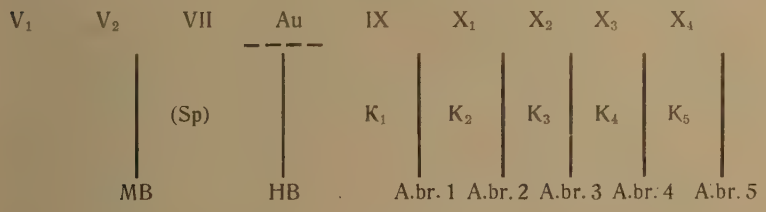


Табл. C.

MB—челюстная дуга; HB—гіоидная дуга; sp—спиракулярная (1-ая преджаберная) щель. Остальныя обозначенія какъ на табл. B.

На этой стадіи заднія парахордаліи (P. ch. p., рис. 15) уже охрящевѣли и почти достигаютъ базальныхъ пластинокъ, т. е. заднихъ концовъ переднихъ парахордалій. Само собой разумѣется, что сзади заднія парахордаліи срощены съ дорсальными концами первой пары жаберныхъ дугъ (A. br. 1). Что касается до этихъ послѣднихъ, то

онѣ, по сравненію съ послѣдней описанной нами стадіей, испытали весьма значительныя измѣненія. Прежде дорсальные концы жаберныхъ дугъ загибались медіально и рострально. Теперь ихъ форма измѣнилась: ихъ дорсальные концы (за исключеніемъ первой дуги) приняли (рис. 15, s. ch. a_2 и P_2) ⊤-образную форму, что зависитъ отъ того, что на концѣ каждой дуги образовался направленный каудально отростокъ (рис. 15 P_2, P_3 . . .). На рис. 11, который представляетъ часть фронтальнаго разрѣза черезъ дорсальный конецъ второй жаберной дуги, мы видимъ начало закладки этого отростка: дорсальный конецъ дуги загибается рострально; впослѣдствіе этотъ ростральный конецъ образуетъ передній отростокъ ⊤, processus subchordalis anterior (S. ch. a_2, рис. 11 и 15). Кромѣ этого начинаетъ образовываться на счетъ хрящевой ткани дуги направленный каудально отростокъ (рис. 11, P_2): это—начало задняго субхордальнаго отростка жаберной дуги миноги. Интересно, что на этой стадіи дорсальные концы жаберныхъ дугъ еще удалены отъ хорды; на стадіи рис. 15 только дорсальные концы второй жаберной дуги приближаются къ хордѣ. Дорсальные концы дугъ находятся въ нѣкоторомъ отдаленіи отъ нея. Зачатки эпи- и гипотрематическихъ комиссуръ теперь (рис. 15, P. ept_2, P. ept_3 . . ., P. hpt_2, P. hpt_3 . . .) развиты на шести переднихъ жаберныхъ дугахъ. Они представлены ростральными направленными поверхностными отростками, которые проходятъ надъ и подъ соотвѣтствующими жаберными щелями; на этой стадіи они еще не срослись съ лежащими впереди ихъ дугами и не образовали, такимъ образомъ, настоящихъ комиссуръ. Форма и размѣры этихъ отростковъ ясно видны на рис. 15, и поэтому я на нихъ останавливаться не буду. На стадіи, изображенной на рис. 1 (Табл. I), pr. epitrematicus и hypotrematicus первой жаберной дуги кончались свободно; на описываемой нами стадіи они соединились другъ съ другомъ впереди отъ первой жаберной щели и образовали вокругъ нея хрящевую дужку (рис. 15, P. ep t_1, P. hp t_1); начало образованія этой дужки мы видимъ на гораздо болѣе ранней стадіи изображенной на рис. 19. На предшествующей стадіи вентральныя связи между жаберными дугами были еще мезен-

химатозны; на описываемой стадіи онѣ сдѣлались хрящевыми (рис. 15, C. v_1 — C. v_6). Точно такъ же охрящевѣла и послѣдняя (рис. 15, A. br. 7) жаберная дуга; ея дорсальный конецъ соединенъ тяжемъ густой мезенхимы съ заднимъ субхордальнымъ отросткомъ шестой жаберной дуги. Эпи- и гипотрематическихъ отростковъ на этой дугѣ мы не находимъ.

Болѣе позднюю стадію развитія черепа мы находимъ на реконструкціи (рис. 14), сдѣланной какъ и предыдущая по сагиттальнымъ разрѣзамъ и представляющей органы передней части головы пескоройки 41-го дня отъ роду. Несмотря на значительно болѣе поздній возрастъ личинки, измѣненія организаціи не особенно значительны. На предшествующей стадіи (рис. 15) переднія и заднія парахордаліи были сближены между собой; на разсматриваемой нами теперь стадіи онѣ срослись (рис. 14, P. ch. a, P. ch. p.) и образуютъ сплошное основаніе черепа; каждый изъ хрящей данной стороны лежитъ медіально отъ слухового пузырька и латерально отъ спинной струны; спереди они продолжаются въ cornua parachordalia (C. p ch.), сзади они слиты съ первой парой жаберныхъ дугъ (A. br. 1). Рожки парахордалій увеличились значительно и огибаютъ спереди переднюю часть мозга (C_1), но ихъ передніе концы еще не слиты между собой. Только что описанный нами отростокъ MB, который на предыдущей стадіи состоялъ еще изъ мезенхимы, теперь уже вполнѣ охрящевѣлъ. На этой довольно поздней стадіи развитія, когда аксіальная часть черепа уже вполнѣ хорошо развита и мало чѣмъ отличается отъ черепа вполнѣ развитой пескоройки, совершенно не развиты хрящевыя капсулы органовъ слуха и обонянія. Если мы примемъ въ соображеніе, что у гнатостомъ скелетныя капсулы высшихъ органовъ чувствъ, особенно слуховыя капсулы, появляются на относительно очень раннихъ стадіяхъ развитія, то мы должны признать, что у пескоройки онѣ появляются чрезвычайно поздно. Вопроса о томъ, представляетъ ли позднее появленіе скелетныхъ капсулъ высшихъ органовъ чувствъ у циклостомъ явленіе вторичное, или оно можетъ быть поставлено въ связь съ филогенетической эволюціей этихъ органовъ, я здѣсь разбирать не буду.

Дорсальныя ⊤-образно развѣтвленныя части жаберныхъ дугъ (рис. 14, S. ch. a_2, P_2) развились прогрессивно и соединяются теперь другъ съ другомъ тяжемъ изъ густой мезенхимы: такимъ образомъ, развились субхордальныя связи между отдѣльными дугами; такія связи образовались между второй и третьей, третьей и четвертой, четвертой и пятой и т. д. дугами; между первой и второй дугами связи еще нѣтъ. На этой стадіи у пескоройки есть, слѣдовательно, настоящая жаберная рѣшетка съ дорсальными и вентральными связями; нѣтъ еще эпи- и гипотрематическихъ связей, хотя отростки, изъ которыхъ онѣ разовьются, образовались уже давно.

Весьма интересныя измѣненія мы находимъ на слѣдующей стадіи, которая изображена на рис. 20, представляющемъ реконструкцію по сагиттальнымъ разрѣзамъ черезъ голову пескоройки 45 дней. На этой реконструкціи представлены нервная система, мускулатура и скелетъ передней части головы: насъ теперь интересуетъ только скелетъ, на которомъ я и остановлюсь. Такъ какъ осевой скелетъ не представляетъ сколько нибудь значительныхъ измѣненій сравнительно съ предшествующей стадіей, то я не буду о немъ говорить и прямо перейду къ описанію висцеральнаго аппарата. На рисункѣ 20 мы видимъ три переднія жаберныя дуги съ описанными эпи- и гипотрематическими отростками и субхордальными и вентральными связями: сравненіе рисунковъ 14 и 20 покажетъ читателю, что здѣсь не произошло сколько нибудь значительныхъ измѣненій. Между вторымъ тройничнымъ (V_2) и личнымъ (VII) нервами какъ и на предыдущей стадіи лежитъ отростокъ MB. Всѣ только что упомянутыя образованія, въ общемъ, похожи на то, что мы видѣли на предыдущихъ стадіяхъ (ср. рис. 14). Но впереди отъ первой жаберной дуги и щели находятся въ висцеральной области головы образованія, которыхъ не было на предшествующихъ стадіяхъ развитія. Подъ передней частью слухового пузырька, въ области личного нерва (VII, рис. 20) находится состоящій изъ густой мезенхимы зачатокъ скелета, который мы обозначили буквами HB': этотъ зачатокъ имѣетъ форму вертикально поставленной, слегка изогнутой дужки и точно

такъ же какъ, жаберныя дужки, расположенъ поверхностно; какъ видно на рисункѣ, выпуклая сторона его направлена впередъ и наружу. Въ общемъ, онъ, по своей формѣ и положенію, напоминаетъ жаберныя дужки на раннихъ стадіяхъ развитія, но относительно толще ихъ (ср. рис. 18 и 1, A. br. 2, A. br. 3). Отъ первой жаберной дужки онъ лежитъ приблизительно на такомъ же разстояніи, какъ эта послѣдняя отъ второй, какъ вторая отъ третьей и т. д. Впереди и нѣсколько кнутри отъ этого зачатка HB находится другой зачатокъ, тоже состоящій изъ густой мезенхимы, который мы обозначимъ буквами MB'1. Этотъ зачатокъ MB'1 лежитъ въ основаніи velum очень близко отъ HB, непосредственно подъ отросткомъ MB. Вдоль этого зачатка идетъ r. mandibularis medialis n. trigemini II; этотъ зачатокъ лежитъ въ области второго преджабернаго сегмента висцеральной мускулатуры; на отношеніяхъ этихъ элементовъ скелета къ сегментамъ висцеральной мускулатуры я остановлюсь въ отдѣлѣ о мускулатурѣ головы пескоройки, теперь же только отмѣчаю существованіе такого отношенія. Что касается до самаго зачатка, то, по формѣ, онъ въ общемъ напоминаетъ висцеральную дужку, но короче и толще не только жаберныхъ дужекъ на раннихъ стадіяхъ развитія (рис. 18, Табл. VI, A. br. 2, A. br. 3 . . .), но и дужки HB.

Наконецъ, еще далѣе впереди, подъ переднимъ концомъ мозга находится еще одинъ тоже мезенхиматозный зачатокъ скелета (рис. 20, Pr. m_1), который, въ общемъ, расположенъ такъ же, какъ и два предыдущихъ, и представляетъ собой также слабо изогнутую, довольно толстую палочку, состоящую изъ густой мезенхимы; этому зачатку тоже, какъ и двумъ предшествующимъ, соотвѣтствуетъ нервъ, а именно r. maxillaris n. trigemini II (r. mx. V) и зачатокъ сегментальной висцеральной мускулатуры. Я не буду вдаваться въ морфологическое толкованіе только что описанныхъ трехъ зачатковъ, такъ какъ это удобнѣе будетъ сдѣлать послѣ описанія слѣдующей, гораздо болѣе поздней стадіи развитія, изображенной на рисункѣ 16, гдѣ эти зачатки достигли бо́льшей степени развитія. Для насъ достаточно констатировать, что на только что описанной

стадіи мы имѣемъ первую, еще мезенхиматозную закладку трехъ новыхъ, еще не встрѣчавшихся намъ элементовъ скелета HB', MB'_1, и Pr. m_1; эти три скелетныхъ зачатка представлены почти одинаково расположенными скелетными палочками, расположенными несомнѣнно въ висцеральной области головы и по отношеніямъ къ другимъ органамъ висцеральной области, т. е. мускуламъ и нервамъ, имѣютъ несомнѣнно метамерный характеръ. Не вдаваясь въ подробности, отмѣтимъ, что, для болѣе точнаго опредѣленія характера и гомологій этихъ переднихъ элементовъ висцеральнаго скелета головы циклостомъ, намъ надо имѣть въ виду весьма важный, видный на этой ранней стадіи фактъ, а именно, самостоятельность ихъ эмбріональной закладки: всѣ эти дуги (мы имъ можемъ дать теперь уже это названіе) закладываются вполнѣ независимо отъ какихъ-либо другихъ элементовъ какъ осевого, такъ и висцеральнаго скелета. Такимъ образомъ, мы можемъ сказать, что связи ихъ съ другими элементами скелета (а, какъ мы увидимъ, таковыя появляются при дальнѣйшемъ развитіи) являются вторичными.

Теперь я перехожу къ описанію очень поздней стадіи развитія, а именно, къ вполнѣ развитымъ пескоройкамъ 6—8 сантиметровъ длины: передняя часть скелета и нервной системы головы такой пескоройки представлена на сдѣланной по сагиттальнымъ разрѣзамъ реконструкціи (рис. 16, Табл. V). Эта реконструкція дополняется, во-первыхъ, реконструкціей (рис. 12, Табл. III), сдѣланной по фронтальнымъ разрѣзамъ и, во-вторыхъ, фронтальными разрѣзами (рис. 1—5 въ текстѣ). Какъ видно на реконструкціи (рис. 16), мозгъ достигъ типичнаго для развитой пескоройки строенія. На его спинной поверхности ясно видны характерныя сосудистыя сплетенія (pl. chorioidei) и обѣ эпифизы (Ep_1, Ep_2). Нервы также вполнѣ развиты, и мнѣ въ отношеніи ихъ нечего добавить къ прекрасному описанію нервовъ личинки миноги, сдѣланному Джонстономъ. Хотя я и считаю головные нервы чрезвычайно важными для установленія гомологій отдѣльныхъ элементовъ висцеральнаго скелета миноги, но на реконструкціи (рис. 16) я изобразилъ далеко

не всѣ головные нервы; чтобы не загромождать рисунка деталями я представилъ на немъ, главнымъ образомъ, тѣ нервы, которые имѣютъ значеніе для морфологіи скелета. Мы видимъ (рис. 16) первый тройничный нервъ (V_1), отъ котораго отходитъ (Oph.) r. ophtalmicus, идущій дорсально отъ глаза (Oc.), второй тройничный нервъ (V_2) съ его вѣтвями: r. maxillaris (r. mx. V), r. mandibularis medialis (r. md. m. V); r. mandibularis lateralis не изображенъ *). Изъ ганглія личнаго нерва (VII) выходятъ r. buccalis (r. buc. VII), комиссура, соединяющая личной нервъ съ блуждающимъ (VII—X) и гіомандибулярная вѣтвь (r. hyom. VII). По сравненію съ предшествующей стадіей, развитіе скелета весьма значительно подвинулось впередъ, и мы видимъ цѣлый рядъ новыхъ образованій, часть которыхъ состоитъ изъ обыкновеннаго хряща, часть же изъ такъ называемаго слизистаго хряща (обыкновенный хрящъ на рисункахъ обозначенъ лиловымъ цвѣтомъ, слизистый же (рис. 16) голубымъ). На рис. 16 мы видимъ спинную струну и ея отношенія къ осевому и висцеральному скелету; парахордальный хрящъ, т. е. слитыя переднія и заднія парахордаліи, по сравненію съ предшествующими стадіями (рис. 14, 20) сильно разросся. Сзади онъ слитъ съ первой жаберной дугой (A. br. 1), а съ боковъ парахордаліи срослись съ хорошо развитыми на этой стадіи слуховыми капсулами (C. aud.); передніе концы парахордальныхъ рожковъ (cornua parachordalia, C. p. ch.) срослись другъ съ другомъ и образуютъ дужку (рис. 16 и 12), охватывающую спереди мозгъ (C_1) и гипофизу. Что касается до слуховыхъ капсулъ, то онѣ довольно велики и имѣютъ яйцевидную форму (рис. 16, 12 C. aud.). Каждая слуховая капсула на

*) Я употребляю эти названія нервовъ, которыя выражаютъ гомологію перечисленныхъ нервовъ съ соотвѣтствующими нервами гнатостомъ, чтобы не нарушать общепринятой номенклатуры и не вводить въ затрудненіе читателя. Эти названія въ данномъ случаѣ не точны, такъ какъ у циклостомъ (такъ же, какъ и у ихъ предковъ) тѣ висцеральныя дуги, по которымъ названы нервы, не имѣли выраженныхъ въ этихъ названіяхъ морфологическаго характера и функцій, т. е. у этихъ животныхъ не было челюстей, дифференцированнаго гіоиднаго аппарата и т. д.

своей внутренней поверхности прободена сравнительно небольшимъ отверстіемъ, черезъ которое въ нее входитъ слуховой нервъ (рис. 12). Непосредственно подъ этимъ отверстіемъ находится хрящевая перемычка, посредствомъ которой слуховыя капсулы соединяются съ основаніемъ черепа (рис. 12); эта перемычка весьма узка, и вслѣдствіе этого слуховыя капсулы пескоройки сохраняютъ значительную степень самостоятельности и гораздо менѣе тѣсно соединены съ черепомъ, чѣмъ слуховыя капсулы гнатостомъ. Мы знаемъ, что у взрослыхъ селахій и телеостомъ слуховыя капсулы дѣлаются интегральной частью осевого черепа; зачатки слуховыхъ капсулъ (повидимому, за исключеніемъ акулъ, Сѣверцовъ, 1899) закладываются у рыбъ въ видѣ самостоятельныхъ образованій, но на сравнительно раннихъ стадіяхъ срастаются съ осевымъ черепомъ и вступаютъ съ нимъ въ тѣсную связь. Относительная самостоятельность слуховыхъ капсулъ у пескоройки и у взрослой миноги можетъ быть истолкована только какъ признакъ примитивной организаціи циклостомъ сравнительно съ гнатостомами, по крайней мѣрѣ, поскольку дѣло касается развитія органа слуха и его скелета.

Мы уже отмѣтили, что рожки парахордалій срослись другъ съ другомъ впереди отъ передняго мозга и гипофизы; впереди отъ этой дужки находится хрящевая обонятельная капсула, которой мы на предшествующихъ стадіяхъ не видѣли; на рис. 16 мы видимъ эту капсулу сбоку, а на рис. 12 сверху. Относительно строенія обонятельной капсулы (точнѣе хрящевой капсулы, окружающей назогипофизарную полость) я долженъ замѣтить, что хотя она (рис. 12, Nk^1, Nk_1) и является непарнымъ образованіемъ, но тѣмъ не менѣе представляетъ нѣкоторыя особенности, заставляющія отнестись съ извѣстнымъ сомнѣніемъ къ вопросу о первичности этой непарности, которой было приписано большое теоретическое значеніе. Дѣло въ томъ, что она образована двумя довольно большими вогнутыми пластинками (рис. 12, Nk_1), соединенными между собой тонкой хрящевой перемычкой (Nk^1), проходящей дорсально отъ такъ называемаго обонятельнаго мѣшка (назогипофизарной полости); пластинки прилежатъ

съ обѣихъ сторонъ къ вышеупомянутому мѣшку, и въ нихъ мы имѣемъ какъ бы парныя обонятельныя капсулы, соединенныя тонкой непарной перемычкой. Къ сожалѣнію, я, за отсутствіемъ промежуточныхъ стадій между личинками, изображенными на рис. 20 и 16, не могъ прослѣдить развитіе обонятельной капсулы циклостомъ съ самаго начала. Если бы изслѣдованіе начальныхъ стадій развитія обонятельныхъ капсулъ миноги подтвердило парность первичной закладки обонятельнаго скелета, то это служило бы доказательствомъ первичной парности обонятельнаго аппарата. А. Шалкъ (1913), который изслѣдовалъ развитіе скелета обонятельнаго аппарата послѣ меня, утверждаетъ, что онъ закладывается какъ непарное образованіе, имѣющее форму опрокинутой подковы или латинскаго U. Является вопросъ, имѣлъ ли Шалкъ дѣйствительно въ своемъ распоряженіи достаточно раннія стадіи эмбріональнаго развитія обонятельнаго скелета и не появляется ли скелетъ въ видѣ парныхъ охрящевѣній въ вѣтвяхъ U, что мнѣ не кажется невозможнымъ. Форма обонятельнаго скелета говоритъ, какъ мы видѣли, скорѣе въ пользу первичной парности этого органа. Къ такому же выводу приводитъ насъ и строеніе обонятельнаго органа на этой стадіи. На предыдущихъ стадіяхъ собственно обонятельная часть назогипофизарной полости была образованіемъ непарнымъ; на описываемой, гораздо болѣе поздней стадіи отверстіе назогипофизарной полости и гипофиза остались непарными образованіями, но самый органъ обонянія, который теперь дифференцировался, является парнымъ; на фронтальномъ разрѣзѣ мы видимъ два обонятельныхъ мѣшка, раздѣленныхъ невысокой перегородкой (рис. 12, N). Замѣчательно, что внутреннія стѣнки этихъ ямокъ выстланы высокимъ обонятельнымъ эпителіемъ, а ребро перегородки низкимъ, похожимъ на эпителій назогипофизарнаго канала: такимъ образомъ, мы имѣемъ какъ бы двѣ обонятельныхъ ямки (плакоды), раздѣленныхъ между собой полосой необонятельнаго эпителія и перегородкой.

Эти факты, какъ мнѣ кажется, въ весьма сильной степени подкрѣпляютъ мысль, что обонятельный органъ ци-

клостомъ есть первично парное образованіе; мы видѣли, что строеніе скелета, который является образованіемъ непарнымъ, но который носитъ слѣды парнаго происхожденія, стоитъ въ полномъ согласіи съ этими фактами. Чтобы покончить съ скелетомъ обонятельнаго аппарата, намъ надо отмѣтить его полную самостоятельность у пескоройки: онъ не срастается съ другими частями скелета.

На рисункахъ 16 и 12 виденъ отростокъ MB, который является какъ бы частью осевого черепа, но который, какъ мы видѣли, принадлежитъ къ висцеральному скелету. Переходя къ описанію этого послѣдняго, я начну съ собственно жабернаго аппарата, образованнаго обыкновеннымъ (не слизистымъ) хрящемъ. Первыя жаберныя дуги представлены на рис. 16, гдѣ мы видимъ первую (A . br. 1), вторую (A . br. 2) и третью (A . br. 3) жаберныя дуги. 1-ая жаберная дуга, по формѣ и развитію отдѣльныхъ частей, очень близка къ тому, что мы видѣли на стадіи рис. 20, такъ что на ея описаніи я не останавливаюсь. Развитіе остальныхъ дугъ пошло далѣе, чѣмъ на стадіяхъ рис. 14 и 20: субхордальныя (C . s. ch_2, C . s. ch_3) и вентральныя Cv_1 Cv_2, Cv_3) комиссуры между жаберными дугами развиты какъ и на предыдущихъ стадіяхъ, но кромѣ нихъ образовались еще гипотрематическія комиссуры (рис. 16, C . hpt_2, C . hpt_3); другими словами, каждый гипотрематическій отростокъ предшествующихъ стадій (рис. 15 и 14 P . hpt_2. P.hpt_3) выросъ въ длину и сросся съ лежащей впереди отъ него жаберной дугой. Какъ извѣстно, у взрослой миноги надъ эпитрематическими связями между жаберными дугами существуютъ передніе и задніе дорсальные отростки (рис. 17, p. d. и a. d.), а подъ гипотрематическими комиссурами вентральные передніе и задніе отростки (рис. 17, av и pv); на описываемой стадіи развитія передніе вентральные отростки жаберныхъ дугъ (рис. 16, av) уже заложились. Остальныхъ отростковъ еще нѣтъ, и точно также не образованы эпитрематическія комиссуры между дугами. Отношенія между нервами висцеральнаго аппарата и висцеральными дугами вполнѣ ясно видно на реконструкціи. Язычноглоточный (IX) нервъ проходитъ впереди отъ первой жаберной дуги (рис. 16, IX br), первая (X br_1), вторая (X br_2) и

т. д. жаберныя вѣтви блуждающаго (X) нерва проходятъ точно такъ же впереди отъ второй, третьей и т. д. жаберныхъ дугъ.

Я перехожу теперь къ описанію тѣхъ частей скелета головы развитой пескоройки, которыя образованы вышеупомянутымъ слизистымъ хрящемъ (на рис. 16 обозначенъ голубымъ цвѣтомъ). Гистологія слизистаго хряща была изслѣдована въ 1896 г. Шаффером ъ, который попутно описалъ эти скелетныя образованія черепа пескоройки.

Но ни Шафферъ, ни позднѣе его А. Шалкъ (1913), не даетъ въ своей работѣ реконструкцій, не устанавливаетъ отношеній между скелетными образованіями передней части головы и мускулами и нервами этой области и не опредѣляетъ морфологическаго значенія висцеральныхъ элементовъ скелета этой области.

Сравнивая реконструкцію рис. 16 съ рисунками фронтальныхъ разрѣзовъ (1—5 въ текстѣ), не трудно представить себѣ форму и отношенія частей скелета этой области къ другимъ органамъ этой части тѣла и вновь найти зачатки, описанные на предшествующей стадіи.

На реконструкціи рис. 16 мы видимъ большую поверхностно расположенную пластинку, которая занимаетъ всю боковую и нижнюю часть передняго отдѣла головы; пластинка эта въ большей своей части состоитъ изъ тонкаго слоя слизистаго хряща; мѣстами на ней находятся болѣе или менѣе рѣзко выраженныя утолщенія и выросты (рис. 16, C.VI); мы по ея положенію можемъ ее обозначить какъ „вентролатеральную пластинку“ передней части головы.

Съ вентральной стороны эта пластинка соединяется съ своей парой, ограничивая сзади ротовое отверстіе. Сзади (рис. 16) вентральная часть вентролатеральной пластинки срослась съ нижнимъ отдѣломъ первой жаберной дуги (A.br. 1). Въ области, лежащей подъ слуховыми капсулами (C.aud), дорсальный край вентролатеральной пластинки образуетъ дорсально направленный выростъ (рис. 16, отъ + до *, продолженіе утолщенія HB'), который скоро раздѣляется, давая развилку, состоящую изъ двухъ

вѣтвей, передней и задней, проходящихъ подъ слуховой капсулой. Передняя или ростральная вѣтвь (рис. 16, C. ept. H′) направляется косо вверхъ и впередъ и сливается съ знакомымъ намъ отросткомъ MB, образуя горизонтальную перемычку между дужкой HB′ и отросткомъ MB. Задняя вѣтвь HB″ направляется косо назадъ и вверхъ и сливается съ верхней частью первой жаберной дуги.

Та часть вентролатеральной пластинки, которая лежитъ подъ только что описаннымъ отросткомъ (рис. 16*) ея дорсокаудальнаго края, сильно утолщена, такъ что отростокъ въ вентральномъ направленіи продолжается въ дугообразное медіальное утолщеніе вентролатеральной пластинки; въ общемъ, это утолщеніе (HB′), описанный нами дорсальный отростокъ (отъ + до *) и направленный назадъ отростокъ HB″ образуютъ вмѣстѣ одну дугу, направленную выпуклостью впередъ (рис. 16, HB′ + HB″).

Съ медіальной стороны этой дуги HB′ проходитъ такъ называемая гіомандибулярная вѣтвь личного нерва (r. hyom. VII), которая находится въ тѣхъ же топографическихъ отношеніяхъ къ дугѣ HB′ + HB″, какъ жаберныя вѣтви язычноглоточнаго (IX br.) и блуждающаго (X br_1, X br_2) нервовъ къ первой (A. br. 1), второй (A. br. 2) и т. д. жабернымъ дугамъ. Несмотря на измѣненія, происшедшія между стадіями рис. 20 и рис. 16, нетрудно установить соотвѣтствіе, существующее между дугой, точнѣе, гребнемъ вентролатеральной пластинки HB′ (рис. 16) и мезенхиматозной дужкой HB′ стадіи рис. 20.

Дуга HB′ + HB″ занимаетъ совершенно то же положеніе по отношенію къ уху (сравн. рис. 16 HB′ + HB″ и C. aud съ рис. 20, HB′ и Au); совершенно одинаковыя отношенія существуютъ между личнымъ нервомъ (рис. 20, VII, рис. 16, r. hyom. VII) и дужкой HB′ (рис. 20) и HB′ + HB″ (рис. 16), а также между этими дугами (HB′, рис. 20 и HB′ + + HB″ рис. 16) и другими сосѣдними органами, напримѣръ, первой жаберной дугой и первой жаберной щелью и т. д. На основаніи всего этого, мы, съ полной достовѣрностью, можемъ сказать, что свободная дужка HB′ предыдущей стадіи (рис. 20) превратилась въ образованіе HB′ + HB″. Во время своего развитія оно претерпѣло слѣдующія из-

мѣненія: 1. Въ своей нижней части дуга HB′срослась съ вентролатеральной пластинкой, которая развилась кнаружи отъ нея. 2. Ея дорсальная часть разрослась и образовала задній отростокъ HB″, который, въ свою очередь, сросся съ 1-ой жаберной дугой. 3. Развился передній отростокъ (C. ept. H′), благодаря которому установилась связь между дугой HB′ и отросткомъ MB.

Признавая, что образованіе HB′ + HB″ развилось изъ дужки HB′, которую мы должны признать за висцеральную дугу, мы должны рѣшить вопросъ о морфологическомъ значеніи HB′ + HB″ и C. ept. H′. Мы вернемся къ этому вопросу нѣсколько позднѣе, послѣ того какъ закончимъ описаніе интересующихъ насъ теперь образованій передней части головы развитой пескоройки. Впереди отъ дуги HB′ находится пара скелетныхъ образованій, соотвѣтствіе которыхъ съ зачатками скелета предшествующей стадіи рис. 20 установить не трудно. Мы видимъ (рис. 16) пару вертикально поставленныхъ дужекъ (MB_1), расположенныхъ нѣсколько впереди отъ дуги HB′ + HB″ и лежащихъ медіально отъ вентролатеральной пластинки (C. VI) въ основаніи velum. Каждая такая дужка довольно толста и состоитъ изъ слизистаго хряща и направлена своей выпуклостью впередъ и кнаружи. Кнутри отъ этой дужки проходитъ медіальная челюстная вѣтвь второго тройничнаго нерва (r. mandibularis medialis, r. md. m. V), идущая вдоль этой дужки такъ же, какъ жаберные нервы идутъ вдоль типичныхъ жаберныхъ дужекъ (ср. рис. 1, IX_1, Xbr_1, Xbr_2...). Дужка эта на большей части своего протяженія лежитъ совершенно свободно и только на своемъ вентральномъ концѣ соединена съ лежащей кнаружи отъ нея вентролатеральной пластинкой. Сравнивая рис. 16 табл. V съ рис. 20 табл. VI, очень легко установить соотвѣтствіе между только что описаннымъ образованіемъ MB_1 стадіи рис. 16 съ дужкой MB'_1 рис. 20. И положеніе и форма и отношенія ко всѣмъ сосѣднимъ частямъ настолько типичны, что невозможно сомнѣваться въ томъ, что состоящая изъ слизистаго хряща дуга MB_1' стадіи рис. 16 развилась изъ дужки MB'_1 предшествующей описанной нами стадіи (рис. 20). Морфологическое значеніе и этой дуги мы разберемъ нѣсколько ниже.

Впереди отъ области дуги MB'_1, въ самой передней части вентролатеральной пластинки, мы видимъ еще дорсально направленный отростокъ (рис. 16, Pr. m_1) верхняго края этой пластинки. Этотъ отростокъ направленъ вверхъ и немного впередъ, такъ что утолщенный конецъ его лежитъ непосредственно подъ переднимъ концомъ осевого черепа, въ области сростанія парахордальныхъ рожковъ другъ съ другомъ; такъ же, какъ и вентролатеральная пластинка, отростокъ этотъ состоитъ изъ слизистаго хряща. Въ вентральномъ направленіи этотъ отростокъ продолжается утолщеніемъ, или валикомъ, выдающимся съ медіальной стороны вентролатеральной пластинки (оно на рис. 16 обозначено болѣе темнымъ цвѣтомъ). Если мы сравнимъ рисунокъ 16 съ рисункомъ 20, то увидимъ, что совершенно то же положеніе, какъ отростокъ Pr. m_1 (рис. 16), занимаетъ дужки Pr. m_1 (рис. 20), такъ что мы, съ полной увѣренностью, можемъ сказать, что онъ развился изъ этой мезенхимной дужки. Измѣненія, которыя произошли въ этой дужкѣ (рис. 20, Pr. m_1), носятъ тотъ же характеръ, какъ измѣненія дужки HB': она (Pr. m_1) срослась съ вентролатеральной пластинкой и теперь (рис. 16) образуетъ съ ней одно цѣлое.

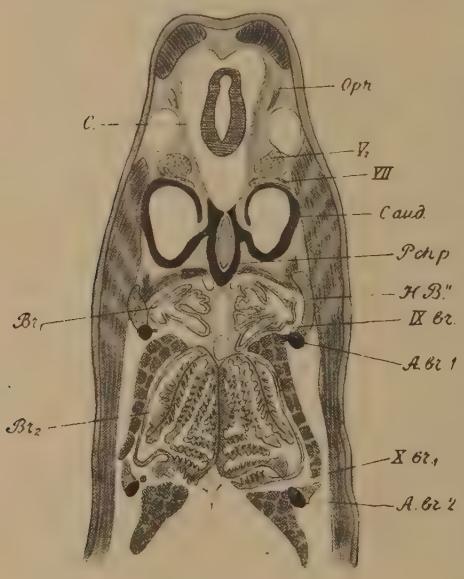


Рис. 1.

Фронтальный разрѣзъ черезъ развитую пескоройку Обозначенія какъ на таблицахъ.

Чтобы дать читателю болѣе полную картину этихъ только что описанныхъ скелетныхъ частей, я остановлюсь

на фронтальныхъ разрѣзахъ рис. 1—5 въ текстѣ, которые дополняютъ реконструкцію рис. 16, Табл. V, съ которой и прошу ихъ сопоставить.

Рисунокъ 1 въ текстѣ представляетъ собой фронтальный разрѣзъ черезъ голову пескоройки той же стадіи развитія, какъ та, которая послужила для реконструкціи (рис. 16); разрѣзъ этотъ проходитъ на уровнѣ вентральной части слуховыхъ капсулъ (C. aud.). Впереди отъ послѣднихъ находятся гангліи второго тройничнаго (рис. 1 въ текстѣ V_2) и личного нервовъ (VII); позади слуховой капсулы, сбоку отъ перваго жаберная мѣшка виденъ задній дорсальный отростокъ вышеупомянутой дуги HB″ (рис. 1, HB″.), сросшійся съ первой жаберной дугой. Кромѣ того, отмѣтимъ положеніе первой и второй (A. br 1, A. br 2) жаберныхъ дугъ, и жаберныхъ вѣтвей язычноглоточнаго (рис. 1 въ текстѣ, IX. br.) и блуждающаго 1-го (X. br_1) нервовъ, проходящихъ по медіальной сторонѣ этихъ дугъ.

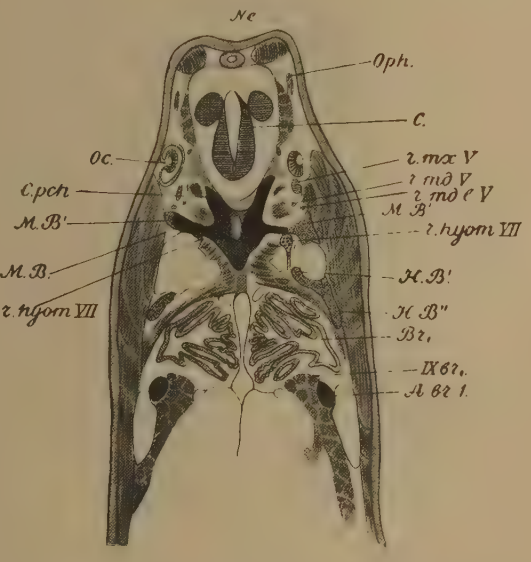


Рис. 2.
Фронтальный разрѣзъ той же серіи, какъ рис. 1.

Разрѣзъ, изображенный на рис. 2 въ текстѣ, проходитъ вентрально отъ слуховыхъ капсулъ. Мы на немъ видимъ рожки парахордальныхъ хрящей (cornua parachordalia, C. pch.), позади которыхъ находится знакомый намъ отростокъ MB; мы видимъ на разрѣзѣ, что проксимальный отдѣлъ этого отростка состоитъ изъ обыкновеннаго (MB.),

а дистальный (МВ'.)—изъ слизистаго хряща; этотъ участокъ и продолжается въ отростокъ С. ept. Н'. дуги НВ'. Ростральноотъ отростка МВ+МВ' мы видимъ разрѣзы трехъ нервовъ, которые всѣ отходятъ отъ ганглія второго тройничнаго нерва: это r. r. maxillaris (r. mx. V), mandibularis medialis (r. md. m. V) и mandibularis lateralis (r. md. l. V) trigemini II, и сзади отростка МВ проходитъ r. hyomandibularis n. facialis (r. hyom. VII); съ правой стороны рисунка видно, какъ висцеральная вѣтвь этого нерва (r. hyom. VII) направляется назадъ и подходитъ къ медіальной сторонѣ дуги НВ', которая продолжается назадъ въ отростокъ НВ". Дуга НВ' лежитъ кнаружи и впереди отъ перваго жабернаго мѣшка (Br1). Позади этого мѣшка, т.-е. медіально и нѣсколько впереди отъ первой жаберной дуги, мы видимъ жаберную вѣтвь язычноглоточнаго нерва (IX br. рис. 2, рис. 3 въ текстѣ).

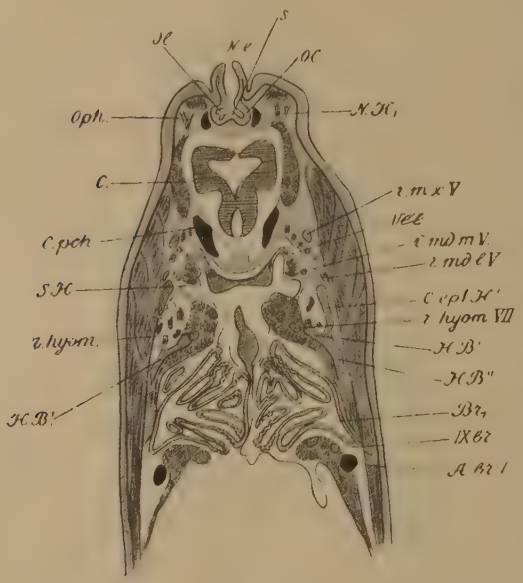


Рис. 3.
Фронтальный разрѣзъ той же серіи, какъ рис. 1.

Разрѣзъ, изображенный на рис. 3 въ текстѣ, проходитъ еще болѣе вентрально. Въ передней его части мы видимъ назогипофизарное отверстіе (Ne.) и парныя обонятельныя ямки (ol, ol), раздѣленныя невысокой перегородкой (S). По бокамъ отъ нихъ лежатъ боковыя пластинки носового скелета (Nk1). По обѣ стороны мозга видны рожки парахордалій (C. pch.). Позади послѣднихъ, внутри

BOSTON
DEC 29 19

ротовой полости видна поперечная складка velum (Vel); углубленіе стѣнки тѣла, лежащее непосредственно позади его, представляетъ собой остатокъ гіоиднаго, или спиракулярнаго, впячиванія предшествующихъ стадій (рис. 3 въ текстѣ S. H. ср. рис. 18, SH). По бокамъ отъ носовыхъ хрящей проходитъ r. ophtalmicus n. trigemini II (Oph); въ области складки velum (Vel) находятся разрѣзы трехъ только что упомянутыхъ вѣтвей второго тройничнаго нерва (рис. 3, r. md. m. V, r. md. l. V. r. mx V.); отмѣтимъ что r. mandibularis medialis trigemini II входитъ въ складку velum, а r. maxillaris V принадлежитъ несомнѣнно области, лежащей впереди отъ него. Позади этой области мы видимъ дугу HB′ съ отростками HB″ и C. ept. H′. Положеніе первой жаберной дуги и ея нерва то же самое, что и на предшествующемъ разрѣзѣ.

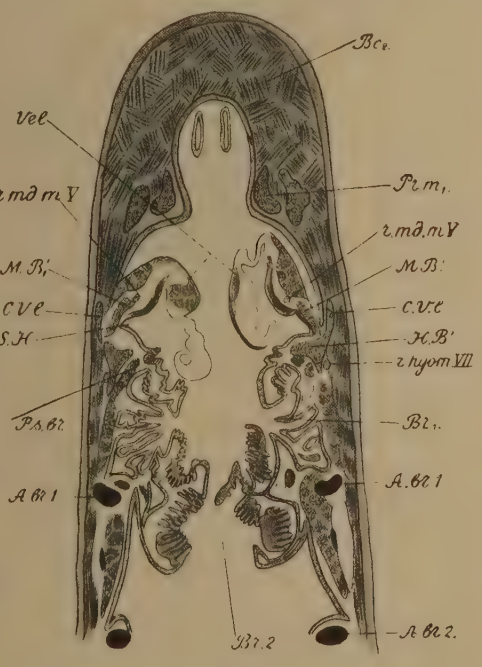


Рис. 4.
Фронтальный разрѣзъ той же серіи, какъ рис. 1.

На рис. 4 въ текстѣ (проходящемъ еще ниже) мы видимъ, что разрѣзъ прошелъ черезъ дорсальный отдѣлъ дужки Pr. m1; замѣтимъ, что она отдѣлена отъ лежащей позади его дужки MB′1 глубокимъ впячиваніемъ, весьма напоминающимъ впячиваніе спиракулярной (гіоидной) щели (S. H.). Velum цѣликомъ попалъ въ разрѣзъ, и посредине его видно его отверстіе (Vel). Velum имѣетъ форму изогнутой складки; внутри его мы видимъ мускулы,

на которыхъ здѣсь не останавливаемся; въ основаніи velum, т.-е. въ той части, которая прилежитъ къ боковой стѣнкѣ тѣла, мы видимъ знакомую намъ дужку MB'_1, которая въ разрѣзѣ представляется въ видѣ косо поставленной пластинки (рис. 4). Кнутри отъ этой пластинки виденъ разрѣзъ r. mandibularis medialis n. trigemini II (рис. 4 въ текстѣ, r. md. m. V). Дужка MB'_1 лежитъ непосредственно впереди отъ энтодермическаго впячиванія, которое представляетъ собой послѣдній остатокъ гіоиднаго мѣшка (SH.). Позади его, противъ выпячиванія, въ которомъ находится знакомая намъ дужка HB', лежитъ такъ называемая псевдобранхіальная бороздка (Ps. br.). А. Дорнъ (1886) призналъ, что псевдобранхіальная бороздка представляетъ собой послѣдній остатокъ спиракулярной жаберной щели, и это мнѣніе получило значительное распространеніе въ литературѣ. Въ своемъ 13-мъ этюдѣ (1888) онъ возвращается къ этому вопросу на основаніи новыхъ наблюденій и нѣсколько мѣняетъ свой взглядъ на значеніе псевдобранхіальной борозды. Онъ уже не говоритъ, что псевдобранхіальная борозда представляетъ собой гіоидную (спиракулярную) жаберную щель, но отмѣчаетъ, „что передняя пара жаберныхъ мѣшковъ не прорывается наружу, но редуцируется“, и „что изъ клѣточнаго матеріала этихъ мѣшковъ образуется позднѣе мерцательная борозда, которую я назвалъ псевдобранхіальной бороздой“. Другими словами, Дорнъ здѣсь отказывается отъ своего первоначальнаго утвержденія (теоретически для него очень важнаго) и принимаетъ, что эта борозда есть образованіе sui generis, а не остатокъ гіоидной щели, которая, по его мнѣнію, атрофируется. Я прослѣдилъ развитіе гіоидной щели и такъ называемой псевдобранхіальной борозды и долженъ сказать, что, въ общемъ, я могу согласиться съ послѣднимъ мнѣніемъ Дорна только съ извѣстными оговорками. Я нашелъ, что до позднихъ стадій развитія пескоройки гіоидная щель (или точнѣе гіоидное впячиваніе) не атрофируется. Для меня совершенно несомнѣнно, что впячиваніе SH (рис. 3 и 4) есть остатокъ впячиванія SH раннихъ стадій (рис. 18); что касается до псевдобранхіальной бо-

розды, то она развивается позади этого впячиванія въ промежуткѣ между двумя висцеральными мѣшками, а именно, гіоиднымъ и 1-мъ жаберным, и, по всей вѣроятности, (какъ то думаетъ Дорнъ) соотвѣтствуетъ мерцательной бороздкѣ ланцетника и асцидій.

Латерально отъ псевдобранхіальной бороздки на рис. 4 мы видимъ знакомую намъ дугу HB′, которая на этомъ разрѣзѣ интересна тѣмъ, что ясно видна ея связь съ вентролатеральной пластинкой (C. Vl). На правой сторонѣ разрѣза (рис. 4 въ текстѣ) видно, что она представляетъ собой довольно высокій и весьма ясно выраженный валикъ на медіальной сторонѣ вентролатеральной пластинки, которая на этомъ уровнѣ еще не длинна; на лѣвой сторонѣ мы видимъ узкую щель между валикомъ и пластинкой; r. hyomandibularis n. facialis (r. hyom. VII), который на предшествующихъ разрѣзахъ проходилъ медіально отъ дужки, теперь проходитъ латерально отъ нея. Позади этой области лежатъ 1-ая и 2-ая жаберныя дуги; ихъ отношенія къ соотвѣтствующимъ жабернымъ мѣшкамъ видны безъ дальнѣйшихъ комментаріевъ (рис. 4, A. br. 1, A. br. 2). Отмѣтимъ, что разстояніе между дугой Pr. m_1 и дугой MB'_1, дугой HB′ и первой жаберной дугой, и первой (A. br. 1) и второй (A. br. 2) жаберными дугами, приблизительно, одинаковы; наоборотъ, дуги MB'_1 и HB′ чрезвычайно сближены между собой.

Проходящій еще нѣсколько болѣе вентрально разрѣзъ (рис. 5 въ текстѣ) дополняетъ только что описанный нами. На немъ мы видимъ отношенія между вентролатеральной пластинкой (C. Vl.) и дужками Pr. m'_1, MB'_1 и HB′. Двѣ изъ описанныхъ нами трехъ дужекъ изъ слизистаго хряща представляютъ здѣсь собой направленные медіально выросты вентролатеральной пластинки (рис. 5 въ текстѣ, Pr. m'_1 и HB′.), которая здѣсь вполнѣ развита; въ самомъ переднемъ концѣ своемъ эта дужка утолщена, при чемъ утолщеніе представляетъ собой медіально направленный выростъ: это утолщеніе и есть упомянутое выше вентральное продолженіе дужки Pr. m′. Что касается до дуги MB′, то она съ лѣвой стороны представлена тонкой самостоятельной пластинкой, лежащей такъ же, какъ и на предшествующемъ

разрѣзѣ, въ основаніи складки velum; съ правой стороны она тѣсно связана съ вентролатеральной пластинкой. Позади ея на вентролатеральной пластинкѣ мы видимъ направленный медіально валикъ, который представляетъ собой нижнюю часть дужки HB'. Противъ него находится псевдобранхіальная бороздка (Ps. br.).

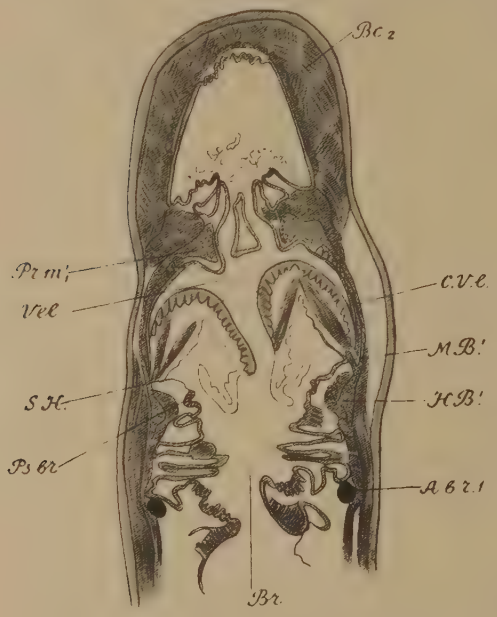


Рис. 5.
Фронтальный разрѣзъ той же серіи, какъ рис. 1.

Сравнивая только что описанный рядъ фронтальныхъ разрѣзовъ съ реконструкціей (рис. 16, Табл. V), читатель, какъ мнѣ кажется, можетъ себѣ составить довольно полное представленіе о расположеніи частей скелета передней части головы и объ ихъ отношеніяхъ къ сосѣднимъ органамъ. Теперь мы можемъ попытаться опредѣлить морфологическое значеніе новыхъ для насъ частей скелета, состоящихъ изъ слизистаго хряща, т.-е. дужекъ Pr. m'1, MB' и HB' и вентролатеральной пластинки. Начнемъ съ дуги HB', которая первоначально является свободной дужкой (стадія рис. 20, Табл. VI), а затѣмъ вступаетъ въ сложныя связи съ сосѣдними частями скелета. Мы можемъ съ полной увѣренностью сказать, что мы здѣсь имѣемъ передъ собой настоящую висцеральную дугу, гомодинамную функціонирующимъ жабернымъ дугамъ пескоройки. Въ этомъ насъ убѣждаютъ слѣдующіе

факты. Дужка HB′ образуется (какъ и жаберныя дуги) какъ свободная несвязанная съ сосѣдними частями дужка, съ самаго начала закладки она лежитъ въ висцеральной области тѣла, въ продолженіи ряда висцеральныхъ дугъ (рис. 20); по формѣ и положенію она вполнѣ похожа на висцеральную дугу (рис. 20, 16 на таблицахъ и рис. 3 и 4 въ текстѣ, HB′). Разстояніе между ней и 1-ой жаберной дугой такое же, какъ между 2-ой и 3-ей, 3-ей и 4-ой и т. д. жаберными дугами; она лежитъ между двумя висцеральными щелями, а именно, между первой жаберной щелью и 1-ой преджаберной, которая, какъ мы видѣли, не открывается наружу; наконецъ, она находится въ такихъ же отношеніяхъ къ своему висцеральному нерву (а именно, къ висцеральной вѣтви n. facialis, VII, рис. 20, 16 и рис. 2 и 3 въ текстѣ), какъ истинныя жаберныя дуги къ своимъ висцеральнымъ нервамъ, т.-е. къ висцеральнымъ вѣтвямъ язычноглоточнаго и блуждающаго нервовъ. Все это вполнѣ убѣждаетъ насъ въ томъ, что дуга HB′ есть висцеральная дуга, гомодинамная остальнымъ висцеральнымъ дугамъ тѣла пескоройки и представляющая собой сегментъ, лежащій непосредственно впереди отъ перваго жабернаго сегмента висцеральной области, т.-е. впереди отъ сегмента язычноглоточнаго нерва. Если мы спросимъ, какой дугѣ гнатостомъ соотвѣтствуетъ эта дуга, то мы можемъ и на этотъ вопросъ дать вполнѣ опредѣленный отвѣтъ: по положенію подъ слуховой капсулой, по отношеніямъ къ личному нерву и по тому, что эта дуга находится между гіоидной и первой жаберной щелями, мы можемъ съ полной увѣренностью сказать, что мы имѣемъ передъ собой гомологъ гіоидной дуги гнатостомъ.

Прежде чѣмъ идти далѣе, намъ надо сказать нѣсколько словъ относительно номенклатуры, а именно, относительно того, какъ обозначать у пескоройки и взрослой миноги висцеральныя дуги передней области головы, т.-е. дуги, лежащія впереди отъ первой жаберной щели. Въ своихъ предварительныхъ сообщеніяхъ (С ѣ в е р ц о в ъ, 1911 и 1913) я ради краткости и простоты обозначалъ эти дуги какъ „гіоидную“, „челюстную“ и т. д. Къ сожалѣнію эти обозначенія легли въ основу обозначеній рисунковъ и въ на-

стоящей работѣ. Вполнѣ очевидно, что, несмотря на гомологію, существующую между разсматриваемыми образованіями у циклостомъ и гнатостомъ, эти названія являются крайне неудобными, ибо весьма нежелательно, чтобы названія, данныя спеціализированнымъ частямъ высшихъ животныхъ, переносились на индифферентныя образованія низшихъ формъ. Относительно разсматриваемыхъ дугъ такіе термины, какъ „челюстная", „подъязычная" и т. д., вдвойнѣ неудобны, такъ какъ они предполагаютъ существующую въ наукѣ и, какъ мы увидимъ, весьма мало вѣроятную гипотезу относительно происхожденія циклостомъ отъ гнатостомъ. Но, съ другой стороны, найти новые термины для данныхъ образованій далеко не легко. Я остановился на слѣдующей терминологіи: мы знаемъ, что и у миногъ и у гнатостомъ передней функціонирующей жаберной щелью и передней типичной жаберной дугой являются щель и дуга, которыя находятся въ области язычноглоточнаго нерва (IX), такъ что для тѣхъ и другихъ терминъ „первая жаберная щель" и „первая жаберная дуга" являются вполнѣ опредѣленными. Въ виду этого я предлагаю называть всѣ щели, а также висцеральныя дуги, мускулы и т. д., лежащіе впереди отъ 1-ой жаберной щели, „преджаберными" (praebranchialis) щелями, дугами, мускульными сегментами и т. д. и обозначать ихъ цифрами, считая сзади напередъ (рострально), отъ первой жаберной щели и дуги. По этой терминологіи, гіоидная дуга гнатостомъ будетъ первой преджаберной, челюстная — второй преджаберной и т. д. Противъ такой номенклатуры, конечно, можно возразить, что и преджаберныя щели, дуги и т. д. у предковъ современныхъ позвоночныхъ были жаберными образованіями, т.-е. несли дыхательную функцію; это возраженіе, конечно, вполнѣ основательно, и термины: „жаберный" и „преджаберный" примѣнимы только къ тѣмъ позвоночнымъ, у которыхъ передняя часть висцеральнаго аппарата утратила свою жаберную функцію; въ этихъ предѣлахъ мы ихъ и будемъ примѣнять.

Совершенно аналогичный рядъ соображеній, какъ только что приведенныя, убѣждаетъ насъ въ томъ, что и дужка MB_1 стадіи рис. 16 (Табл. V) представляетъ собой висцераль-

ную дугу. Положеніе ея и форма (рис. 20, 16 и рис. 2 въ текстѣ MB_1) въ общемъ сходны съ положеніемъ и формой типичныхъ жаберныхъ дугъ пескоройки: она лежитъ непосредственно впереди отъ гіоиднаго впячиванія (щели). Наконецъ, r. mandibularis medialis n. trigemini II, содержащій висцеральнодвигательныя волокна, проходитъ, какъ мы видѣли, медіально отъ этой дужки совершенно такъ же, какъ нервы типичныхъ жаберныхъ дугъ *).

Всѣ эти соображенія говорятъ въ пользу того, что дуга MB представляетъ собой видоизмѣненную висцеральную дугу, принадлежащую сегменту, лежащему непосредственно впереди отъ гіоиднаго, т. е. другими словами, есть гомологъ челюстной дуги гнатостомъ. Мы выше пришли къ выводу, что отростокъ MB (рис. 13, 16, 12, 20, MB.) представляетъ собой дорсальный отдѣлъ дуги, гомологичной челюстной дугѣ гнатостомъ: по положенію, по отношенію къ нерву (r. mandibularis n. trigemini II) мы должны и дужку MB_1 отнести къ тому же сегменту висцеральной мускулатуры и признать, что MB и MB_1 представляютъ собой два отдѣла, дорсальный и вентральный, одной и той же висцеральной дуги, которой у гнатостомъ соотвѣтствуетъ челюстная дуга.

Что касается до дужки, которую мы обозначили черезъ Pr. m_1 (рис. 20 и 16, рис. 4 въ текстѣ, Pr. m_1), то, по аналогіи съ предыдущими, мы должны и ее признать за элементъ висцеральнаго скелета. Въ пользу этого говорятъ ея форма (рис. 20) и положеніе относительно сосѣднихъ висцеральныхъ дугъ (рис. 20 и 16, и рис. 4 и 5 въ текстѣ), а также ея отношеніе къ висцеральной мускулатурѣ, съ которымъ мы ознакомимся ниже. Я долженъ отмѣтить, что, вообще, развитіе и строеніе висцеральной мускулатуры пескоройки даютъ весьма убѣдительныя доказательства въ пользу того положенія, что разсматриваемыя нами части скелета суть висцеральныя дуги; съ этими доказа-

*) Вопросъ о значеніи r. mandibularis lateralis n. trigemini II, который, на первый взглядъ, идетъ нѣсколько иначе, чѣмъ типичные жаберные нервы миноги, мы разберемъ нѣсколько позднѣе при описаніи строенія головы взрослой миноги.

тельствами мы ознакомимся въ отдѣлѣ о висцеральной мускулатурѣ.

Резюмируя все сказанное, мы приходимъ къ выводу, что образованія $HB' + HB''$, $MB + MB'_1$ и $Pr.\ m_1$ представляютъ собой три послѣдовательныхъ сегмента висцеральнаго скелета, т. е. три висцеральныхъ дуги, лежащихъ впереди отъ первой жаберной щели миноги; при этомъ мы установили, что двѣ заднихъ дуги соотвѣтствуютъ гіоидной и мандибулярной дугамъ гнатостомъ; вопросъ о томъ, чему можетъ соотвѣтствовать передняя изъ этихъ дугъ, я разберу ниже.

Мы видѣли, что эти дуги закладываются въ онтогенезѣ какъ свободныя образованія, но впослѣдствіи вступаютъ въ разнообразныя связи съ сосѣдними частями скелета, и намъ теперь слѣдуетъ разобрать вопросъ о морфологическомъ значеніи этихъ связей. Но прежде чѣмъ приступить къ этому вопросу, намъ надо сдѣлать оговорку относительно нѣкоторыхъ особенностей висцеральныхъ дугъ циклостомъ. Мы отмѣтили, что эти дуги гомологичны дугамъ висцеральнаго скелета гнатостомъ; но при этомъ должны оговориться, что мы подразумѣваемъ здѣсь только общую, но отнюдь не частную гомологію, такъ какъ во многихъ существенныхъ признакахъ мы находимъ различія между висцеральными дугами гнатостомъ и циклостомъ: напримѣръ, какъ извѣстно, у всѣхъ гнатостомъ жаберныя дуги подраздѣлены на типичные отдѣлы (pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale и hypobranchiale); какъ извѣстно, мы этихъ подраздѣленій въ жаберномъ скелетѣ циклостомъ не находимъ и не имѣемъ никакихъ основаній думать, что они у нихъ когда либо существовали. Точно также нервы и сосуды жабръ проходятъ у циклостомъ иначе, чѣмъ у гнатостомъ, т. е. съ медіальной, а не съ латеральной стороны дугъ. Всѣ эти факты, какъ мы увидимъ ниже, позволяютъ намъ вывести висцеральные аппараты циклостомъ и гнатостомъ изъ нѣкотораго общаго анцестральнаго типа (почему мы и можемъ устанавливать общую гомологію между ними), но не позволяютъ намъ выводить ихъ одинъ изъ другого, т. е. миногъ изъ гнатостомъ

или гнатостомъ изъ миногъ. Мы этого вопроса въ данное время не будемъ разбирать и отмѣчаемъ его только потому, что онъ касается частнаго разсматриваемаго нами вопроса о морфологіи переднихъ висцеральныхъ дугъ головы миноги. Дѣло въ томъ, что по отношенію къ нервамъ тѣ дуги пескоройки, которыя мы обозначили какъ гомологи гіоидной и челюстной дуги гнатостомъ, гораздо болѣе принадлежатъ къ типу висцеральныхъ дугъ циклостомъ, чѣмъ гнатостомъ. Какъ мы видѣли и на реконструкціяхъ (рис. 20 и 16) и еще лучше на фронтальныхъ разрѣзахъ (рис. 2, 3 въ текстѣ), висцеральныя вѣтви личного и тройничнаго нервовъ проходятъ съ медіальной (типъ циклостомъ), а не съ латеральной (типъ гнатостомъ) стороны дугъ. Въ виду этого читатель найдетъ совершенно естественнымъ, что мы, при истолкованіи другихъ частей висцеральнаго скелета этой области, будемъ пользоваться не принципомъ гомологіи, а принципомъ гомодинаміи, т. е. сравнивать эти образованія съ гомодинамными имъ образованіями жабернаго аппарата миногъ, а не искать для нихъ гомологичныхъ образованій у рыбъ.

Мы видѣли, что дуга НВ′ (рис. 16) связана съ дорсально отъ нея лежащими образованіями посредствомъ двухъ отростковъ, а именно, передняго С. ept. Н′ (съ отросткомъ МВ) и задняго НВ″ (съ дорсальнымъ отдѣломъ 1-й жаберной дуги). Значеніе передней связи (рис. 16, С. ept. Н′) я теперь разбирать не буду: это гораздо удобнѣе будетъ сдѣлать при обсужденіи висцеральнаго аппарата взрослой миноги, гдѣ оно гораздо яснѣе, чѣмъ на разсматриваемой стадіи,—и прямо перейду къ задней дорсальной связи съ первой жаберной дугой (рис. 16 НВ″). Если мы будемъ для этого образованія подыскивать соотвѣтственныя части въ позади его лежащихъ отдѣлахъ жабернаго скелета, то найдемъ, что совершенно соотвѣтствующее положеніе занимаютъ такъ называемыя гипохордальныя связи между жаберными дугами, или точнѣе задніе субхордальные отростки, описанные нами на предшествующихъ стадіяхъ развитія (рис. 15 и 14, P_2, P_3). Эти отростки точно такъ же соединяютъ двѣ сосѣднихъ висцеральныхъ дуги, какъ участокъ НВ″ первую преджаберную дугу съ первой жа-

берной, и точно такъ же лежатъ медіально отъ стволовъ висцеральныхъ нервовъ. Отмѣтимъ, что въ виду сильно изогнутой формы дуги HB′ + HB″ очень трудно провести границу между верхнимъ (дорсальнымъ) концомъ 1-й преджаберной (гіоидной) дуги и участкомъ, принадлежащимъ собственно субхордальной связи: въ отдѣлъ, отмѣченный нами буквами HB″, несомнѣнно входитъ и дорсальный отдѣлъ 1-й преджаберной (гіоидной) дуги и задній субхордальный отростокъ ея, такъ что провести границу между ними съ точностью мы не можемъ.

Обращаясь къ вентральной части скелета, состоящаго изъ слизистаго хряща, мы должны поставить вопросъ о значеніи скелетной пластинки, которую мы обозначили индифферентнымъ именемъ вентролатеральной пластинки (рис. 16, С. VI). Есть ли это совершенно новое, не имѣющее аналоговъ образованіе, или оно представляетъ собой видоизмѣненіе какого либо древняго образованія? Если мы остановимся на этомъ второмъ предположеніи, то мы должны рѣшить вопросъ о томъ, съ чѣмъ мы можемъ сравнить эту пластинку. Какъ я уже отмѣтилъ выше, я думаю, что объектъ для сравненія трудно найти среди гнатостомъ, но что у самой пескоройки можно найти гомодинамныя образованія и на основаніи этого получить представленіе о морфологическомъ значеніи вентролатеральнаго хряща. Какъ изображено на рис. 16, это образованіе связываетъ другъ съ другомъ вентральные концы трехъ переднихъ висцеральныхъ дугъ HB′, MB′ и Pr. m_1 и соединяетъ первую преджаберную дугу (HB′.) съ первой жаберной (A. br. 1). Для пониманія этого образованія мы должны вспомнить, что вентральныя комиссуры, которыя соединяютъ другъ съ другомъ вентральные концы настоящихъ жаберныхъ дугъ, имѣютъ совершенно такое же топографическое отношеніе къ вентральнымъ концамъ жаберныхъ дугъ (рис. 16 и 15, $Cv_1 — Cv_6$). Но при этомъ сходствѣ между тѣми и другими, т. е. вентральными комиссурами между жаберными дугами и участками вентролатеральной пластинки, лежащими между передними висцеральными дугами, существуютъ довольно значительныя различія. Во-первыхъ, различіе гистологическое, ибо вентролатеральная

пластинка состоитъ изъ слизистаго, а вентральныя комиссуры изъ обыкновеннаго гіалиноваго хряща; такъ какъ мы знаемъ, что слизистый хрящъ миноги при дальнѣйшемъ развитіи можетъ превращаться въ обыкновенный, то мы не можемъ признать это различіе существеннымъ. Во-вторыхъ, существуетъ весьма значительное различіе между разсматриваемыми образованіями по величинѣ и формѣ: съ одной стороны, мы имѣемъ передъ собой широкую пластинку (рис. 16, С. VI), съ другой—тонкіе хрящевые стержни (С v_1, Cv_2...). Но если мы обратимся къ аналогичнымъ образованіямъ у гнатостомъ, то мы увидимъ, что между передними тонкими copulae (basibranchialia) селахій и ихъ заднимъ, во многихъ случаяхъ очень большимъ и широкимъ cardiobranchiale существуетъ, по крайней мѣрѣ, настолько же большое различіе, какъ между вентролатеральнымъ хрящемъ и вентральными связями жаберныхъ дугъ, и, тѣмъ не менѣе, это нисколько не служитъ препятствіемъ къ признанію ихъ за вполнѣ гомодинамныя образованія. Въ виду этого намъ, какъ мнѣ кажется, нѣтъ особенныхъ основаній придавать слишкомъ большого значенія различіямъ въ величинѣ и формѣ сравнительно со сходствомъ въ положеніи и отношеніяхъ къ сосѣднимъ частямъ. Принимая во вниманіе это сходство, мы должны признать гомодинамію, между вентролатеральной пластинкой и вентральными связями (комиссурами) между жаберными дугами пескоройки. Другими словами, мы признаемъ, что у предковъ циклостомъ и между передними висцеральными дугами были такія же вентральныя связи, какъ и между типичными жаберными дугами, и что вентролатеральная пластинка произошла благодаря видоизмѣненію этихъ связей.

Такъ какъ толкованіе скелетныхъ образованій передней части головы пескоройки является въ своихъ существенныхъ чертахъ новымъ, то я позволю себѣ для ясности представить его на схемѣ рис. 6 въ текстѣ, на которой обозначена гомодинамія отдѣльныхъ элементовъ висцеральнаго скелета; гомодинамныя части обозначены одинаковыми знаками, т. е. штриховкой, точками и т. д.

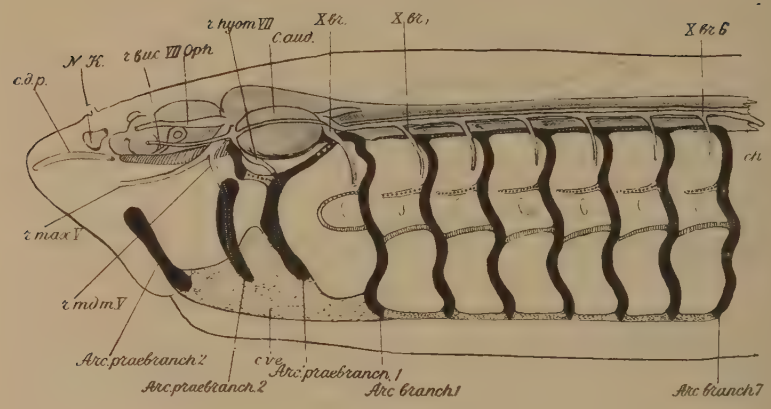


Рис. 6.

Рис. 6 представляетъ схему строенія черепа, висцеральнаго скелета и нервовъ развитой пескоройки (въ основу этой схемы положена реконструкція рис. 16). Висцеральныя дуги обозначены чернымъ цвѣтомъ; гомодинамныя части продольныхъ перемычекъ между жаберными и преджаберными дугами обозначены одинаковыми условными знаками, а именно: 1) субхордальныя перемычки обозначены рядомъ бѣлыхъ точекъ по черному фону; 2) эпитрематическія перемычки—рядомъ черныхъ точекъ по бѣлому фону; 3) гипотрематическія перемычки заштрихованы вертикальными линіями; 4) вентральныя перемычки заштрихованы горизонтальными прерывистыми штрихами. Осевой скелетъ заштрихованъ наклонными линіями. Обозначенія, какъ на таблицахъ.

Мы пришли къ выводу, что въ передней части головы пескоройки, впереди отъ первой жаберной дуги находятся еще три висцеральныхъ дуги, состоящихъ изъ слизистаго хряща, которыя мы можемъ обозначить какъ преджаберныя дуги. Наиболѣе задняя изъ нихъ (HB'.) находится въ области n. facialis и представляетъ собой гомологъ гіоидной дуги гнатостомъ; вторая ($MB + MB'_1$) находится въ области r. mandibularis n. trigemini II и гомологична съ челюстной дугой гнатостомъ; наконецъ, третья (Pr. m_1), лежащая въ области r. maxillaris n. trigemini, можетъ быть обозначена какъ гомологъ предчелюстной дуги: вопросъ о болѣе точномъ опредѣленіи ея гомологіи мы разберемъ впослѣдствіи. Мы только что отмѣтили гомологію между передними висцеральными дугами циклостомъ и передними висцеральными дугами низшихъ рыбъ, необходимо

помнить, что здѣсь идетъ вопросъ только объ самой общей гомологіи висцеральныхъ дугъ тѣхъ и другихъ, какъ серіальныхъ образованій висцеральной области. Факты самымъ убѣдительнымъ образомъ говорятъ противъ того, что эти дуги пескоройки представляютъ собой видоизмѣненія тѣхъ дифференцированныхъ висцеральныхъ дугъ, которыя мы находимъ у гнатостомъ и которыя представляютъ ихъ челюстной и подвѣсочный аппаратъ: отношенія къ сосѣднимъ скелетнымъ частямъ, а именно: скелетныя связи совершенно того же типа, какъ и въ заднихъ висцеральныхъ (жаберныхъ) дугахъ пескоройки, отношенія къ нервамъ и отсутствіе расчлененія—ясно свидѣтельствуютъ въ пользу того, что мы въ этихъ дугахъ имѣемъ видоизмѣненія жаберныхъ дугъ типа миногъ, а не гнатостомъ.

Такъ какъ у меня нѣтъ болѣе позднихъ стадій развитія пескоройки, т. е. стадій метаморфоза, то я не имѣлъ возможности прослѣдить далѣе морфогенезъ ея скелета, такъ что на только что описанной стадіи кончаются мои личныя наблюденія надъ развитіемъ ея черепа и висцеральнаго аппарата. Теперь намъ предстоитъ сравнить результаты нашихъ наблюденій надъ развитіемъ скелета передней части тѣла миноги съ тѣмъ, что извѣстно относительно строенія взрослой миноги.

Анатомія головного скелета миноги изучена весьма подробно, и я, конечно, не могу ничего прибавить къ ней въ смыслѣ фактическихъ данныхъ; но, какъ читатель могъ убѣдиться изъ предшествующаго описанія, мое толкованіе какъ отдѣльныхъ частей скелета, такъ и скелета головы и жабернаго аппарата въ ихъ цѣломъ, весьма сильно отличается отъ общепринятаго, и съ этой точки зрѣнія намъ и приходится пересмотрѣть анатомію головного скелета взрослой миноги. Реконструкція рис. 17 (Табл. VI) представляетъ переднюю часть скелета головы *Petromyzon Planeri*, сдѣланную по сагиттальнымъ разрѣзамъ. Чтобы не усложнять и безъ того сложной реконструкціи, непарные вентральные элементы ротового скелета (о морфологіи которыхъ я сравнительно мало могу сказать) не представлены. Такъ какъ положеніе и ходъ нѣкоторыхъ

головныхъ нервовъ чрезвычайно важны для гомологизаціи частей скелета, то я реконструировалъ и тѣ изъ нервныхъ стволовъ, которые имѣютъ особенное значеніе для этой цѣли. Что касается до гомодинаміи отдѣльныхъ частей висцеральнаго скелета головы миноги, какъ она представляется на основаніи моихъ изслѣдованій, то она представлена на схемѣ рис. 7 въ текстѣ, которая нарисована такимъ же образомъ, какъ и схема рис. 6, т. е. гомодинамныя части обозначены на ней одинаковыми условными знаками. На этой схемѣ нанесены и главные нервы головы миноги. Для того, чтобы разобраться въ довольно сложныхъ соотношеніяхъ между частями скелета головы миноги и опредѣлить ихъ морфологическое значеніе, я попрошу читателя сравнить между собой рис. 16 и 17 и схемы рис. 6 и 7 въ текстѣ.

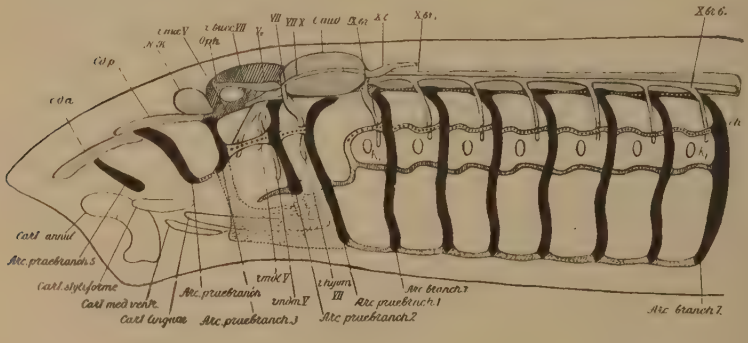


Рис. 7.

Рис. 7 представляетъ схему строенія черепа, висцеральнаго скелета и нервовъ взрослой миноги, сдѣланную такъ же, какъ схема рис. 6. На схему нанесены части, которыя присутствуютъ у личинокъ, но не развиты у взрослаго животнаго, какъ то: субхордальная связь между первой жаберной и первой преджаберной дугами и вентролатеральный хрящъ; части эти обведены пунктирными линіями. Такъ же, какъ на предыдущемъ рисункѣ, висцеральныя дуги обозначены чернымъ цвѣтомъ; субхордальныя связи—рядами бѣлыхъ точекъ по черному фону; эпитрематическія перемычки — черными точками по бѣлому фону; гипотрематическія перемычки — вертикальной штриховкой; вентральныя перемычки и гомодинамная имъ вентролатеральная пластинка — прерывистой горизонтальной штриховкой. Сравненіе этой схемы со схемой рис. 6 и съ рисунками 15 и 17 показываетъ вполнѣ положеніе частей висцеральнаго скелета въ передней области головы и гомодинамію отдѣльныхъ элементовъ этого скелета. Обозначенія, какъ на таблицахъ.

Такъ какъ собственно черепъ миноги очень детально описанъ и такъ какъ о морфологіи его мнѣ придется подробно говорить ниже, то я только попутно коснусь нѣкоторыхъ пунктовъ его строенія. На реконструкціи (рис. 17, Табл. VI) мы видимъ слуховыя (C. aud.) и обонятельныя капсулы (NK.). Отмѣтимъ, что и у взрослаго животнаго онѣ сохраняютъ значительную степень самостоятельности; онѣ не дѣлаются, какъ у гнатостомъ (даже наиболѣе низко стоящихъ) интегральными частями осевого черепа и не сливаются съ дериватами парахордальныхъ хрящей и такъ называемыхъ трабекулъ (рожковъ парахордалій). На реконструкціи рис. 17 мы видимъ боковую стѣнку черепа между слуховыми (C. aud.) и обонятельными капсулами (NK.). Мы знаемъ, какъ развивается лежащая подъ глазомъ вентральная часть этой боковой стѣнки черепа: она образуется (ср. рис. 16) изъ тѣхъ хрящей, которые мы обозначили именемъ парахордальныхъ рожковъ (C. pch.). Было бы весьма интересно прослѣдить развитіе дорсальной части внутренней стѣнки орбиты миноги, т. е. той части, которая находится надъ отверстіемъ зрительнаго нерва (на рисункѣ 17 это отверстіе находится непосредственно подъ глазничной вѣтвью перваго тройничнаго нерва, Oph.). Этотъ участокъ боковой стѣнки черепа, по своему положенію и отношеніямъ къ сосѣднимъ частямъ, соотвѣтствуетъ тѣмъ образованіямъ низшихъ рыбъ, которыя я обозначилъ у акулъ и хрящевыхъ ганоидъ какъ алисфеноидные хрящи*), и было бы чрезвычайно интересно для вопроса о первичныхъ составныхъ частяхъ черепа прослѣдить развитіе этой части черепной стѣнки миноги; въ виду отсутствія эмбріологическихъ данныхъ я оставляю вопросъ о гомологіи между внутренней стѣнкой орбиты циклостомъ и алисфеноидными хрящами рыбъ открытымъ.

Обонятельная капсула (рис. 17, Nk.) прилегаетъ къ заднему дорсальному хрящу (C. d. p.) рыла миноги, который въ свою очередь, налегаетъ на передній дорсальный хрящъ (C. d. a.).

*) Терминъ „алисфеноидные хрящи", какъ это уже было указано, едва-ли удаченъ, но онъ вошелъ во всеобщее употребленіе, и поэтому я его сохраняю.

На реконструкціи рис. 17 мы видимъ слѣдующіе нервы: n. trigeminus I съ n. ophtalmicus (Oph.), n. trigeminus II съ r. r. maxillaris (r. mx. V), mandibularis lateralis (r. md. l. V), mandibularis medialis (r. md. m. V); n. facialis съ комиссурой къ n. vagus (рис. 17, VII—X) и r. r. buccalis (r. buc. VII) и hyomandibularis (r. hyom. VII). Отъ n. glossopharyngeus отходитъ впереди отъ жаберной дуги ея жаберная вѣтвь (IX br.), а отъ n. vagus—n. lateralis (X. l.) и tr. branchialis, отъ котораго, въ свою очередь, отходятъ вѣтви къ каждой жабрѣ (X. br.); такихъ вѣтвей мы насчитываемъ, какъ извѣстно, шесть.

Мы обращаемъ вниманіе читателя на расположеніе нервовъ головы миноги для того, чтобы воспользоваться ими какъ средствомъ для характеристики элементовъ висцеральнаго скелета, къ которому мы теперь и переходимъ. Чтобы представить себѣ существенныя черты элементовъ висцеральнаго скелета передней части головы, которыя являются наиболѣе трудными для пониманія, намъ надо нѣсколько остановиться на описаніи типичной висцеральной дуги жаберной области, напримѣръ, второй жаберной дуги (рис. 17, A. br. 2). Мы на предыдущихъ стадіяхъ уже ознакомились съ развитіемъ субхордальныхъ комиссуръ. У взрослой миноги эта субхордальная хрящевая полоса тѣсно прилегаетъ къ хордѣ, такъ что дорсальные концы жаберныхъ дугъ тѣсно связаны съ хордой. Отходя отъ этой субхордальной хрящевой полоски, жаберная дуга (рис. 17) направляется латерально и вскорѣ образуетъ два отростка, а именно, направляющійся рострально передній дорсальный отростокъ (a. d.) и направляющійся каудально—задній дорсальный отростокъ (p. d.); вентрально отъ этихъ отростковъ отъ дуги отходятъ эпитрематическія комиссуры, а именно, передняя (рис. 17, C. ept_2), развивающаяся изъ эпитрематическаго отростка самой дуги и соединяющая ее съ сосѣдней передней, и задняя (C. ept_3), принадлежащая генетически слѣдующей дугѣ, посредствомъ которой данная дуга соединяется съ сосѣдней задней дугой. Обѣ эти комиссуры располагаются дорсально отъ соотвѣтствующихъ жаберныхъ щелей. Съ вентральной стороны отъ жаберныхъ щелей (K_2) лежатъ передняя (C. hpt_2)

и задняя (C. hpt_3) гипотрематическія комиссуры, соединяющія данную дугу (рис. 17) съ двумя сосѣдними, т. е. 1-ой и 3-ей дугами, совершенно такъ же, какъ эпитрематическія комиссуры. Сходство между эпи- и гипотрематическими комиссурами очень характерно: и тѣ и другія загнуты въ видѣ латинскаго S (рис. 17). Немного ниже гипотрематическихъ комиссуръ отъ дуги отходятъ вентральные отростки, а именно, передній (рис. 17, a. v.) и задній (p. v.) вентральные отростки, которые по положенію и по формѣ вполнѣ соотвѣтствуютъ одноименнымъ дорсальнымъ отросткамъ. Наконецъ, вентральный конецъ второй дуги соединяется посредствомъ вентральныхъ комиссуръ (рис. 17, Cv_1, Cv_2) съ двумя сосѣдними дугами. Что касается до формы самой дуги, то дуга довольно сложно изогнута, но мы не станемъ останавливаться на описаніи этихъ изгибовъ: описать ихъ довольно трудно, а на рисункѣ они видны хорошо и безъ всякаго описанія.

Связи первой дуги съ сосѣдними элементами скелета у взрослой миноги такъ же, какъ и у пескоройки (ср. рис. 16), нѣсколько иныя, чѣмъ у второй, третьей и слѣдующихъ дугъ. Какъ мы уже видѣли, эпитрематическій и гипотрематическій отростки этой дуги (рис. 16 P. ept_1+P. hpt_1) вмѣстѣ образуютъ поверхностно расположенную дужку, которая охватываетъ отверстіе 1-ой жаберной щели (рис. 16). На стадіи, изображенной на рис. 16, не существуетъ никакой связи между первой жаберной дугой и дугой, лежащей непосредственно впереди отъ нея, т. е. первой преджаберной (HB'+HB'') дугой, а у взрослой миноги такая связь (C. hpt_1,* рис. 17) есть, и является вопросъ, чему она соотвѣтствуетъ, т. е. представляетъ ли она эпи- или гипотрематическую комиссуру первой жаберной дуги, ибо совершенно ясно, что она относится именно къ этой категоріи образованій. Сравнивая эту комиссуру (рис. 17, C. hpt_1*) съ эпи- и гипотрематическими комиссурами второй жаберной дуги, мы съ полной увѣренностью можемъ сказать, что имѣемъ предъ собой (рис. 17) гипотрематическую, а не эпитрематическую комиссуру; и по формѣ и по положенію ясно, что она представляетъ собой продолженіе гипотрематическаго отростка первой жаберной

дуги предшествующихъ стадій. Первая жаберная дуга не имѣетъ эпитрематической связи съ дугой HB, такъ какъ эпитрематическій отростокъ сросся съ гипотрематическимъ и образуетъ съ нимъ дужку вокругъ первой жаберной щели. Въ остальныхъ чертахъ своего строенія первая жаберная дуга не отличается отъ лежащихъ позади ея жаберныхъ дугъ и имѣетъ описанные выше типичные отростки.

Ростральноотъ первой жаберной дуги (рис. 17, A. br. 1) лежитъ гомологъ первой гіоидной дуги гнатостомъ, висцеральная дуга (HB, рис. 17), которую мы обозначаемъ какъ первую преджаберную *). На реконструкціи видно, что дуга HB, которая представляется въ видѣ тонкаго вертикально поставленнаго хрящевого стержня съ загнутымъ назадъ верхнимъ концомъ, по формѣ и по положенію весьма напоминаетъ типичную жаберную дугу; во всякомъ случаѣ она здѣсь болѣе походитъ на такую дугу, чѣмъ на предшествующей стадіи (HB'. рис. 16). Она лежитъ непосредственно подъ слуховой капсулой. Гіомандибулярная вѣтвь (r. hyom. VII) личного нерва проходитъ съ ея медіальной стороны совершенно такъ же, какъ нервы типичныхъ жаберныхъ дугъ по отношенію къ своимъ дугамъ. Сравнивая рисунки 16 и 17, мы ясно видимъ, что дуга HB взрослой миноги развилась изъ зачатка HB'+HB'' пескоройки (ср. рис. 16 и 20). Шаффферъ наблюдалъ въ этой дугѣ превращеніе слизистаго хряща въ обыкновенный.

Связи первой преджаберной дуги (HB) съ дугами, которыя лежатъ впереди и позади его, весьма интересны. На рисункѣ 16 мы видѣли, что дорсальный конецъ этой дуги (HB) соединяется съ дорсальнымъ отдѣломъ первой жаберной дуги связью (HB''), которую мы опредѣлили какъ субхордальную. У взрослой миноги (рис. 17, HB) эта связь исчезла, и дуга кончается свободно подъ слуховой капсулой. Съ первой жаберной дугой дуга HB соединяется посредствомъ двухъ связей: во-первыхъ, посредствомъ знакомой, намъ только что описанной гипотрематической связи,

*) Паркеръ обозначаетъ эту дугу какъ extrahyale, Вудлендъ (Woodland, 1914) какъ anterior arch of the branchial basket.

развившейся изъ гипотрематическаго отростка 1-ой жаберной дуги (эта связь вполнѣ похожа на гипотрематическія связи между остальными жаберными дугами), и, во-вторыхъ, посредствомъ вентральной комиссуры Cv (рис. 16). Послѣдняя по своему положенію (рис. 17) вполнѣ соотвѣтствуетъ позади нея лежащимъ комиссурамъ Cv_1, Cv_2..., такъ что мы съ полнымъ правомъ можемъ признать, что она имъ гомодинамна. Но эта связь также вполнѣ соотвѣтствуетъ той части широкаго слизистаго вентролатеральнаго хряща пескоройки, которая находится между первой жаберной дугой и гребнемъ или дугой HB' (рис. 15), такъ что безъ натяжки можно принять, что она развилась на счетъ этого участка вентролатеральнаго хряща. Ясно, что этотъ фактъ подтверждаетъ принятую нами гомодинамію между всей вентролатеральной пластинкой (рис. 15, C. Vl) и вентральными связями (Cv_1, Cv_2... рис. 16 и 15), соединяющими концы типичныхъ жаберныхъ дугъ (A. br. 1, A. br 2...).

Въ ростральномъ направленіи первая преджаберная дуга взрослой миноги соединяется посредствомъ горизонтальнаго стрежня C. ept. H. (рис. 17) со стилевиднымъ отросткомъ (proc. styloideus, epihyale В. К. Паркера) черепа, который мы на рис. 17 обозначаемъ буквами MB_1; на рисункѣ видно отношеніе стилевиднаго отростка (MB_1, рис. 17) къ такъ называемой подглазничной дужкѣ (arc. suboc ularis, C. ept. M.). Положеніе стилевиднаго отростка (MB_1) и его проксимальнаго отдѣла MB (отъ котораго отходитъ впередъ подглазничная дужка) вполнѣ соотвѣтствуетъ положенію тѣхъ скелетныхъ элементовъ пескоройки, которые мы обозначили на рис. 20, 16 и 12 буквами MB и MB_1, и мы можемъ съ увѣренностью сказать, что стилевидный хрящъ миноги развивается именно изъ этихъ элементовъ. Но если это такъ, то мы должны признать, что стилевидный хрящъ миноги представляетъ висцеральную дугу (или часть таковой), а именно, вторую преджаберную дугу миноги, и что, такимъ образомъ, онъ соотвѣтствуетъ челюстной дугѣ гнатостомъ. Его положеніе у взрослой миноги вполнѣ подтверждаетъ это положеніе: стилевидный хрящъ миноги (рис. 17, MB_1)

отходитъ отъ черепа между личнымъ и вторымъ тройничнымъ нервами головы (VII и V_2), и r. mandibularis medialis n. trigemini II (r. md. m. V) проходитъ точно такъ же по отношенію къ стилевидному хрящу у взрослой миноги, какъ по отношенію къ дугѣ MB на стадіяхъ рис. 20 и 14, т. е. онъ лежитъ съ медіальной стороны отъ хряща. Стилевидный отростокъ нѣсколько толще настоящихъ жаберныхъ дугъ и лежитъ глубже; но разсматривая его положеніе у развитой пескоройки, мы видимъ, что онъ лежитъ у нея не такъ глубоко (хотя глубже жаберныхъ дугъ), и можемъ предположить, что это положеніе есть явленіе вторичное. Ясно, что во время метаморфоза двѣ половины, изъ которыхъ состояла первая преджаберная дуга пескоройки, а именно, отдѣлы MB и MB_1 (рис. 16), срослись у взрослой миноги между собой. Этотъ способъ развитія висцеральной дуги типа циклостомъ изъ двухъ участковъ, дорсальнаго и вентральнаго, составляетъ очевидно существенное различіе между этой дугой и настоящими жаберными дугами, закладывающимися какъ одно цѣлое. Но остальные разобранные нами выше признаки, заставляющіе насъ признать висцеральный характеръ этого образованія и его гомодинамію съ типичными жаберными дугами, являются настолько убѣдительными, что намъ приходится принять, что это различіе въ способѣ развитія пріобрѣтено вторично и зависитъ, по всей вѣроятности, отъ полнаго измѣненія функціи, которое претерпѣла вторая преджаберная дуга при превращеніи въ часть ротового скелета.

Но если мы признаемъ, что стилевидный отростокъ (MB и MB_1 рис. 17) гомологиченъ челюстной дугѣ гнатостомъ и представляетъ собой (цѣликомъ или отчасти) вторую преджаберную висцеральную дугу головы циклостомъ, то передъ нами возникаетъ вопросъ о томъ, какое морфологическое значеніе имѣютъ другія скелетныя части этой области, связанныя съ стилевиднымъ хрящемъ? Такимъ образомъ, мы возвращаемся къ поставленному нами выше вопросу, разрѣшить который мы не имѣли возможности, не разсмотрѣвъ вопроса о морфологическомъ значеніи стилевиднаго хряща. Мы знаемъ, что вторая преджаберная дуга взрослой миноги, т. е. стилевидный хрящъ (рис. 17,

MB_1), соединяется съ первой преджаберной дугой посредствомъ хрящевой комиссуры (рис. 17, C. ept. H.), которую мы уже наблюдали у развитой пескоройки (рис. 16 C. ept. H.'). Если мы сравнимъ эту комиссуру (C. ept. H.) съ комиссурами, которыя связываютъ между собой истинныя жаберныя дуги миноги, то значеніе ея станетъ для насъ совершенно яснымъ. Мы здѣсь имѣемъ продольную комиссуру, которая соединяетъ между собой двѣ висцеральныя дуги миноги и находится снаружи отъ нерва даннаго висцеральнаго сегмента (гіомандибулярной вѣтви личного нерва, r. hyom. VII, рис. 17).

Она находится на томъ же горизонтальномъ уровнѣ, какъ эпитрематическія комиссуры между жаберными дугами, и представляетъ собой ихъ серіальное продолженіе въ ряду комиссуръ. При разсмотрѣніи рисунковъ (рис. 17, и 6, 7 въ текстѣ) совершенно ясно, что эта комиссура какъ по положенію, такъ и по отношеніямъ къ сосѣднимъ частямъ, вполнѣ гомодинамна комиссурамъ между истинными жаберными дугами. Интересно, что у миноги не образуется соотвѣтствующей гипотрематической связи между первой и второй преджаберными дугами. Такъ называемая подглазничная дужка (рис. 17, C. ept. M.) отходитъ отъ дорсальнаго отдѣла стилевиднаго хряща (1-ой преджаберной висцеральной дуги) и направляется впередъ къ ethmopalatinum+proc. palatinus (Pr. m_1.) К. Паркера. Паркеръ считаетъ эту дужку (по нашей терминологіи перемычку, или комиссуру) за переднюю часть небноквадратнаго хряща и обозначаетъ именемъ „птеригоида". Между тѣмъ, если мы сравнимъ подглазничную дужку съ комиссурами, которыя находятся между жаберными дугами, какъ мы это только что сдѣлали по отношенію къ комиссурѣ между первой и второй преджаберными дугами, то значеніе этой дужки станетъ для насъ совершенно яснымъ. Она занимаетъ совершенно такое же положеніе по отношенію къ стилевидному хрящу или второй преджаберной дугѣ (рис. 17 и 7 въ текстѣ, MB_1), какъ лежащія позади нея эпитрематическія хрящевыя комиссуры по отношенію къ первой (гіоидной) преджабер-

ной дугѣ (рис. 17, HB.) и къ настоящимъ жаберным дугамъ. Она (C. ept. M.) находится на томъ же горизонтальномъ уровнѣ (рис. 17), какъ и рядъ эпитрематическихъ связей, и ясно составляетъ продолженіе этого ряда. Отношенія подглазничной дужки къ вѣтвямъ второго тройничнаго нерва такія же (r. md. m. V, r. md. l. V), какъ отношенія эпитрематическихъ перемычекъ жаберныхъ дугъ къ соотвѣтствующимъ жаберным вѣтвямъ язычноглоточнаго и блуждающаго нервовъ (рис. 17, IX. br., X. br_1), т. е. она проходитъ кнаружи отъ нихъ*), что, между прочимъ, указываетъ и на то, что мы въ подглазничной дужкѣ (а также въ перемычкѣ между первой и второй преджаберными дугами, рис. 17, C. ept. H.) имѣемъ передъ собой, именно, эпитрематическія, а не субхордальныя комиссуры, какъ можно было бы подумать на первый взглядъ.

На основаніи только что перечисленныхъ признаковъ, мы безъ колебаній должны признать подглазничную дужку (arcus suboccularis autorum) за эпитрематическую комиссуру, принадлежащую 2-ой преджаберной дугѣ (мы знаемъ, что каждая такая комиссура принадлежитъ лежащей позади ея дугѣ), и можемъ установить полную гомодинамію между ней и эпитрематическими комиссурами настоящихъ жаберныхъ дугъ.

Но если мы признаемъ это толкованіе морфологическаго значенія подглазничной дужки, то для насъ станетъ ясно и значеніе нижняго ростральнаго отростка стилевиднаго хряща (MB.), который англійскіе авторы обозначаютъ какъ рожковидный хрящъ, „cornual process“, (рис. 17. P. hpt. M.). В. К. Паркеръ считаетъ его за ceratohyale.

---

*) Отмѣтимъ, что r. mandibularis lateralis n. trigemini II (r. md. l. V, рис. 17) проходитъ медіально, а не латерально, отъ подглазничной дужки, т. е. идетъ, какъ типичная жаберная вѣтвь. Мы отмѣчаемъ это въ виду того, что на болѣе раннихъ стадіяхъ, когда подглазничная дужка не была развита, можно было думать, вслѣдствіе поверхностнаго положенія этого нерва (рис. 2 и 3 въ текстѣ r. md. l. V.), что онъ занимаетъ особое положеніе среди висцеральныхъ нервовъ. Мы видимъ, что этотъ нервъ представляетъ собой только поверхностную вѣтвь висцеральнаго нерва (r. mandibularis V) даннаго сегмента.

Если мы обратимъ вниманіе на положеніе этого отростка, (P. hpt. M.) то увидимъ, что онъ можетъ соотвѣтствовать только гипотрематическому отростку типичной жаберной дуги (ср. рис. 17, P. hpt. M. и рис. 15, P. hpt_1—P. hpt_5). Сравненіе этихъ рисунковъ ясно показываетъ намъ, что мы имѣемъ дѣло съ гомодинамными образованіями. Такъ какъ „рожковидный хрящъ" находится въ тѣхъ же топографическихъ отношеніяхъ къ второй преджаберной дугѣ, какъ гипотрематическіе отростки къ жабернымъ дугамъ, то, если мы считаемъ 2-ую преджаберную дугу (стилевидный хрящъ) за висцеральную дугу, то и рожковидный хрящъ должны считать за гипотрематическій отростокъ этой дуги. Установленіе этой гомодинаміи важно еще въ одномъ отношеніи. Если рожковидный отростокъ представляетъ собой гипотрематическій отростокъ 2-ой преджаберной дуги, то намъ приходится признать, что эта дуга (стилевидный хрящъ миноги) соотвѣтствуетъ только верхней и средней частямъ типичной жаберной дуги циклостомъ. Что же касается вентральнаго отдѣла этой дуги, который долженъ лежать книзу (вентрально) отъ гипотрематическаго отростка, то у взрослой миноги онъ не развитъ.

Резюмируя полученные нами выводы, мы можемъ сказать слѣдующее. 1. Проксимальную часть стилевидной дужки, (MB рис. 17) и стилевидный хрящъ (MB_1) взрослой миноги мы должны признать за верхнюю и среднюю части преджаберной висцеральной дуги (2-ой), гомологичной съ челюстной дугой гнатостомъ. 2. Проксимальный отдѣлъ этой дуги съ самаго начала своего появленія въ онтогенезѣ (точно такъ же, какъ первая жаберная дуга миноги) является сросшимся въ одно цѣлое съ осевымъ черепомъ. 3. Въ связи съ этой дугой развились двѣ перемычки (связи) и одинъ отростокъ, которые чрезвычайно характерны для висцеральнаго аппарата типа циклостомъ, а именно: a) 1-ая преджаберная эпитрематическая комиссура (C. ept. H.), которая соединяетъ эту дугу съ первой преджаберной (гіоидной) дугой, b) 2-ая преджаберная эпитрематическая комиссура (C. ept. M.), или подглазничная дужка, которая направляется впередъ; и c)

2-ой преджаберный гипотрематическій отростокъ, или рожковидный хрящъ, направляющійся тоже впередъ.

Истолкованіе тѣхъ элементовъ скелета, которые находятся спереди отъ второй преджаберной (MB.) висцеральной дуги взрослой миноги, гораздо труднѣе, чѣмъ толкованіе только что разобранныхъ нами частей. Принявъ, что подглазничная дужка миноги представляетъ собой эпитрематическую комиссуру, мы должны естественно поставить вопросъ о томъ, чему соотвѣтствуетъ та часть головного скелета, къ которой она прикрѣпляется своимъ переднимъ концамъ. Эти „переднія перекладины субокулярной дужки“ („vordere Pfeiler des Suboculärbogens“ нѣмецкихъ авторовъ), обозначеныя Паркеромъ какъ ethmopalatinum+praepalatinum, являются въ видѣ короткихъ поперечно поставленныхъ дужекъ, которыя своими проксимальными концами срощены съ черепомъ, своими дистальными концами кончаются свободно (рис. 17, Pr. m_1). Сзади съ ними срощены подглазничныя дужки (C. ept. M.), спереди отъ нихъ отходятъ продолныя перемычки (рис. 17, C. ept. ″), связывающія „переднія поперечныя перекладины“ (Pr. m_1) съ задними боковыми хрящами ротового скелета (Pr. m_2, cart. lateralis posterior). Прежде всего намъ надо опредѣлить изъ какихъ образованій пескоройки развились эти перекладины (рис. 17, Pr. m_1), что нетрудно сдѣлать, если принять во вниманіе ихъ положеніе по отношенію къ сосѣднимъ частямъ скелета и къ нервной системѣ.

Если мы сравнимъ другъ съ другомъ рисунки 16, 17 и 20 (Pr. m_1 и Pr. m_1), то увидимъ, что продолжающійся въ гребень вентролатеральной пластинки отростокъ Pr. m_1 реконструкціи рис. 16 и свободная дужка Pr. m_1, рис. 20 занимаютъ совершенно то же положеніе по отношенію къ сосѣднимъ частямъ, какъ передняя перекладина (ethmo—praepalatinum Паркера, Pr. m_1, рис. 17), т. е. что она лежитъ сбоку и нѣсколько книзу отъ передняго конца осевого черепа (ср. рис. 16, 17 и 20), немного позади обонятельной капсулы (NK.); r. maxillaris n. trigemini II проходитъ снаружи (r. mx. V) отъ дуги. Въ виду этого тождества положенія зачатка Pr. m_1 у пескоройки (рис. 20 и 16) и перекладины Pr. m_1 у взрослой миноги мы должны признать, что перед-

няя перекладина подглазничной дужки развилась изъ дуги Pr. m_1 пескоройки стадіи рис. 20. Выше мы очень коротко указали основанія, которыя заставляютъ насъ считать этотъ элементъ за висцеральную дугу, т. е. ея положеніе и отношенія къ сосѣднимъ органамъ: дуга Pr. m_1 представляетъ собой третью преджаберную висцеральную дугу головы циклостомъ. Мы видѣли, что въ началѣ развитія (рис. 20) эта дуга является совершенно самостоятельнымъ, ни съ чѣмъ не связаннымъ элементомъ; у развитой пескоройки она срослась съ вентролатеральной пластинкой (рис. 16), т. е., другими словами она, соединилась посредствомъ вентральной комиссуры (правда, нѣсколько видоизмѣненной, но гомодинамной, съ комиссурами между типичными жаберными дугами миноги) съ рядомъ позади лежащихъ висцеральныхъ дугъ. У взрослой миноги вентральная комиссура атрофировалась*), но за то развилась новая, очень типичная, а именно, эпитрематическая комиссура (подглазничная дужка), которая соединяетъ третью преджаберную дугу со второй; кромѣ того, самая эта дуга срослась своимъ дорсальнымъ концомъ съ черепомъ.

*) Такъ какъ я, за отсутствіемъ матеріала, не могъ изслѣдовать превращеніе пескоройки во взрослую миногу, то я не могу съ полной опредѣленностью сказать, во что превратилась у взрослаго животнаго вентролатеральная пластинка личинки; т. е., другими словами, мы не знаемъ, атрофировалась ли она цѣликомъ или дала начала какимъ либо частямъ скелета взрослаго животнаго, напримѣръ, непарнымъ вентральнымъ элементамъ ротового скелета (basihyale, median distal maudibular cartilage В. К. Паркера), что представляется весьма возможнымъ. Разсматривая отношенія вентролатеральной пластинки къ сосѣднимъ частямъ (рис. 16, C. VI.), мы едва ли можемъ предположить, что изъ нея развивается подглазничная дужка взрослой миноги (рис. 17, C. ept. M.): взаимныя отношенія задней части вентролатеральной пластинки и комиссуры C. ept. H., какъ мнѣ кажется, рѣшительно исключаютъ это предположеніе. Поэтому я и предполагаю, что вентролатеральная пластинка соотвѣтствуетъ только вентральнымъ (Cv_1. Cv_2, рис. 16, 17) комиссурамъ, а не вентральнымъ+латеральнымъ (эпи- и гипотрематическимъ) комиссурамъ настоящихъ жаберныхъ дугъ. Но если это такъ, то мы должны признать, что прежнія связи 3-ей преджаберной дуги пескоройки (рис. 16) атрофировались во время метаморфоза и у взрослой формы заново развились тѣ связи, которыя мы только что описали.

Только что описанныя связи 3-ей преджаберной дуги съ сосѣдними элементами висцеральнаго скелета взрослой миноги являются весьма типичными и характерными и вполнѣ подтверждаютъ высказанное нами положеніе, что этотъ элементъ скелета является настоящей преджаберной висцеральной дугой, продолжающей рядъ сегментовъ висцеральнаго скелета еще далѣе впередъ. При этомъ весьма характернымъ и интереснымъ, съ теоретической точки зрѣнія, является тотъ фактъ, что связи этой дуги съ сосѣдними имѣютъ характеръ связей типичныхъ именно для циклостомъ, а не для гнатостомъ, что вполнѣ ясно доказывается всѣмъ ихъ расположеніемъ. Характерной особенностью жабернаго аппарата циклостомъ является фактъ, что висцеральныя дуги жаберной области тѣсно связаны съ осевымъ скелетомъ и образуютъ жаберную рѣшетку; въ передней области головы дуга Prm_1 такъ же, какъ и предшествующія дуги, срощена съ черепомъ, и здѣсь существуютъ нѣкоторыя изъ связей типичной жаберной рѣшетки, а именно, вентральная комиссура (у пескоройки), задняя и передняя эпитрематическія комиссуры (у взрослой миноги). Фактъ, что у взрослаго животнаго мы не находимъ гипотрематической и вентральной комиссуръ, указываетъ на то, что нижняя часть третьей преджаберной дуги атрофировалась въ теченіе филогенеза.

Прежде чѣмъ оставить вопросъ о 3-ей преджаберной дугѣ, намъ надо остановиться еще на вопросѣ о нервѣ этого висцеральнаго сегмента. Раньше я сказалъ, что за таковой мы можемъ принять верхнечелюстную вѣтвь (рис. 16 и 17, r. mx. V.) 2-го тройничнаго нерва; какъ мы увидимъ изъ описанія развитія висцеральной мускулатуры, этотъ нервъ, дѣйствительно, принадлежитъ разсматриваемому сегменту висцеральнаго аппарата циклостомъ. Но, разсматривая его, мы видимъ весьма существенныя отличія между нимъ и типичными нервами висцеральныхъ дугъ, по крайней мѣрѣ, въ положеніи по отношенію къ дугѣ; мы знаемъ, что типичные нервы висцеральныхъ дугъ циклостомъ проходятъ впереди отъ соотвѣтствующихъ дугъ и идутъ съ медіальной стороны отъ нихъ. R. maxil-

laris trigemini II (рис. 17, r. mx. V.) проходитъ позади мѣста прикрѣпленія 3-ей преджаберной дуги къ черепу и огибаетъ дугу съ латеральной стороны.

Фактъ, что нервъ проходитъ кнаружи отъ висцеральной дуги, не представляется большимъ затрудненіемъ для принятаго нами толкованія морфологическаго значенія отростка, такъ какъ по выходѣ изъ черепа r. maxillaris trigemini II (рис. 17) проходитъ медіально отъ подглазничной дужки (по нашему толкованію эпитрематической связи), т. е. первоначально идетъ какъ типичный жаберный нервъ и только потомъ проходитъ кнаружи отъ дуги. Такъ какъ мы знаемъ, что у циклостомъ есть наружныя вѣтви жаберныхъ нервовъ (Джонстонъ), то этотъ фактъ не составляетъ для насъ затрудненія. Мы свободно можемъ принять, что при измѣненіяхъ, сопровождавшихъ измѣненіе функціи, сохранилась не медіальная, а латеральная вѣтвь висцеральнаго нерва даннаго сегмента. Труднѣе объяснить фактъ, что r. maxillaris V_2 проходитъ позади мѣста прикрѣпленія перекладины Prm_1 къ осевому черепу, а не впереди отъ этого мѣста, ибо всѣ типичные висцеральные нервы миноги проходятъ впереди отъ соотвѣтствующихъ дугъ. По иннерваціи мускулатуры мы должны признать, что этотъ нервъ принадлежитъ не второму, а именно, третьему преджаберному сегменту, и поэтому приходится допустить, что положеніе нерва есть результатъ вторичнаго измѣненія. Я могу объяснить его себѣ слѣдующимъ допущеніемъ. Если мы признаемъ, что верхнечелюстная вѣтвь 2-го тройничнаго нерва есть сегментальный висцеральный нервъ (а намъ трудно не принять этого), то мы имѣемъ полное право предположить, что у болѣе или менѣе отдаленныхъ предковъ циклостомъ онъ былъ самостоятельнымъ нервомъ, отходившимъ отъ мозга отдѣльно отъ второго тройничнаго нерва, между первымъ и вторымъ тройничными нервами современныхъ циклостомъ; тогда онъ, по всей вѣроятности, проходилъ впереди отъ своей висцеральной дуги (3-ей преджаберной). Но при дальнѣйшей эволюціи этотъ нервъ слился въ одно цѣлое съ тройничнымъ вторымъ (такъ же, какъ слились висцеральные нервы заднихъ жаберныхъ дугъ, образовавшіе n. vagus),

и впослѣдствіи сдвинулся въ каудальномъ направленіи, сохранивъ связь со своимъ сегментомъ. Я предполагаю, что этотъ процессъ произошелъ на сравнительно раннихъ стадіяхъ филогенетической эволюціи предковъ циклостомъ, когда ихъ переднія висцеральныя дуги еще не приросли къ осевому черепу. Въ такомъ случаѣ мы совершенно свободно можемъ себѣ представить, что, когда 3-я преджаберная дуга стала приростать къ черепу, она застала уже измѣненное состояніе нерва. Другими словами сдвиганіе нерва, по всей вѣроятности, произошло филогенетически раньше, чѣмъ приростаніе дуги къ осевому черепу. Предположеніе, что слитіе r. maxillaris trigemini II съ r. mandibularis V произошло очень давно, подтверждается тѣмъ, что оно наблюдается и у гнатостомъ, т. е. произошло, по всей вѣроятности, еще у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, у которыхъ несомнѣнно были свободныя висцеральныя дуги, не приросшія къ черепу. Такимъ образомъ, эта гипотеза вполнѣ естественно объясняетъ своеобразныя отношенія, существующія между третьей предчелюстной дугой и ея нервомъ.

Идя далѣе въ нашемъ анализѣ элементовъ висцеральнаго скелета передней части головы миноги, намъ теперь надо разсмотрѣть два лежащихъ далѣе впереди парныхъ боковыхъ элемента ротового скелета взрослой миноги, а именно, „задній боковой хрящъ“ и „передній боковой хрящъ“ (рис. 17, Pr. m_2, Pr. m_3), которые лежатъ непосредственно впереди отъ 3-й преджаберной дуги, о которой только что шла рѣчь. По своей функціи оба эти хряща являются частями ротового скелета, и является вопросъ, развились ли они, какъ таковые, ab origine, или первоначально имѣли иную функцію, а, слѣдовательно, и иное морфологическое значеніе? Въ этомъ послѣднемъ случаѣ намъ опять таки приходится поставить вопросъ о томъ, не представляютъ ли эти хрящи собой измѣненныхъ висцеральныхъ дугъ. Морфологическое значеніе этихъ элементовъ было сравнительно мало затронуто въ литературѣ. В. К. Паркеръ обозначаетъ ихъ какъ губные

хрящи и гомологизируетъ ихъ съ губными хрящами безхвостыхъ амфибій. Гаусъ (Howes 1891), соглашаясь съ Гекели (1876), считаетъ задній боковой хрящъ (Pr. m_2) за гомологъ Меккелева хряща; передній боковой хрящъ онъ обозначаетъ индифферентнымъ именемъ „ventro-internal cartilage“ и (вмѣстѣ съ „переднимъ дорсальнымъ“ и стилевиднымъ хрящомъ) гомологизируетъ его съ губными хрящами миксиноидъ и голоцефалъ. Можно было бы думать, что вышеназванные авторы считаютъ перечисленные элементы ротового скелета миноги за висцеральныя дуги, такъ какъ Меккелевъ хрящъ (Гекели, Гаусъ) соотвѣтствуетъ брюшной части висцеральной дуги и такъ какъ цѣлый рядъ авторовъ считаетъ губные хрящи за предчелюстныя дуги (у гнатостомъ). Но очень трудно опредѣлить, какое значеніе придавалъ Паркеръ тѣмъ элементамъ скелета, которые онъ обозначалъ по именамъ губныхъ хрящей, ибо „губными хрящами“ онъ называлъ самыя гетерогенныя образованія: такъ онъ называетъ губными хрящами и губные хрящи селахій (тѣ же, что и Гегенбауръ), и части, несомнѣнно принадлежащія къ скелету обонятельнаго аппарата и не имѣющія никакого отношенія къ висцеральному скелету. Гаусъ не говоритъ, считаетъ ли онъ губные хрящи селахій, съ которыми онъ сравниваетъ части ротового скелета миноги, висцеральными дугами или нѣтъ. Изъ сказаннаго выше читатель видитъ, что я не могу согласиться съ мнѣніемъ Гекели и Гауса, признающихъ задній верхній губной хрящъ миноги за гомологъ челюстной дуги, я думаю, что боковые хрящи (передній и задній) ротового скелета миноги представляютъ собой видоизмѣненныя висцеральныя дуги. Разсматривая эти образованія безъ предвзятой мысли и сравнивая ихъ съ частями скелета, которыя лежатъ непосредственно позади ихъ, мы не можемъ не найти въ нихъ (рис. 17, Pr. m_2, Pr. m_3) большого сходства съ висцеральными дугами (рис. 17, Prm$_1$, MB$_1$, HB. и т. д.), такъ что трудно отказаться отъ мысли, что въ ряду дугъ HB, MB + MB$_1$ Pr. m_1, Pr. m_2 и Pr. m_3 мы имѣемъ образованія одного и того же порядка, т. е., другими словами, что онѣ являются частями гомодинамными другъ другу. На

рисункѣ видно, что дуги, о которыхъ идетъ рѣчь (Pr. m_2 Pr. m_3), имѣютъ форму довольно короткихъ и толстыхъ хрящевыхъ стержней (передняя тоньше задней), которые расположены по отношенію къ продольной оси тѣла дорсовентрально (дорсальный конецъ ихъ наклоненъ немного впередъ) точно такъ же, какъ и переднія висцеральныя дуги. Онѣ имѣютъ тѣ же отношенія къ кишечному каналу и къ осевому скелету; промежутки между ними (рис. 17), несмотря на различіе функціи, такіе же, какъ и между типичными висцеральными дугами. Мы видимъ, такимъ образомъ, что положеніе этихъ дугъ, ихъ форма и отношенія къ сосѣднимъ частямъ подтверждаютъ высказанное выше мнѣніе: задній и передній боковые хрящи (cart. lateralis posterior и anterior) ротового скелета взрослой миноги представляютъ собой двѣ переднихъ висцеральныхъ дуги, а именно, четвертую и пятую преджаберныя дуги висцеральнаго скелета циклостомъ.

Изслѣдованіе переднихъ (преджаберныхъ) дугъ показываетъ, что чѣмъ болѣе рострально онѣ лежатъ, тѣмъ болѣе онѣ являются измѣненными и въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ редуцированными; но всѣ эти вторичныя измѣненія отличаются однимъ и тѣмъ же общимъ характеромъ. Различіе между передними и задними висцеральными дугами, т. е. между измѣненными дугами и дугами, сохранившими характеръ жаберныхъ дугъ, состоитъ, во-первыхъ, въ томъ, что переднія дуги, начиная съ первой преджаберной дуги, сдѣлались гораздо массивнѣе и толще. Мы знаемъ, что ротовыя части гнатостомъ, т. е. челюстная и гіоидная висцеральныя дуги, измѣнились совершенно въ томъ же направленіи. Увеличеніе массы и тѣхъ и другихъ становится вполнѣ понятнымъ, если мы примемъ во вниманіе ихъ механическую функцію какъ ротовыхъ частей и тотъ фактъ, что онѣ служатъ точками прикрѣпленія приводящихъ ихъ въ движеніе сильныхъ мускуловъ. Во-вторыхъ, переднія дуги миногъ отличаются отъ типичныхъ заднихъ тѣмъ, что ихъ вентральные отдѣлы тѣмъ болѣе атрофированы, чѣмъ болѣе вентрально онѣ лежатъ; изъ этого слѣдуетъ, что горизонтальныя комиссуры лучше раз-

виты между задними, чѣмъ между передними дугами. Четвертая преджаберная дуга Pr. m_2 („задній боковой хрящъ“) соединена съ вентральнымъ концомъ хряща Pr. m_1 (рис. 17) посредствомъ продольной комиссуры. Мы пришли къ заключенію, что этотъ хрящевой отростокъ (Pr. m_1) представляетъ собой дорсальный отдѣлъ 3-ей преджаберной дуги: по положенію упомянутая комиссура (C. ept″) между Pr. m_1 и Pr. m_2 представляетъ собой эпитрематическую комиссуру между 3-ей и 4-й преджаберными дугами.

Я не думаю, чтобы были основанія сомнѣваться въ томъ, что перемычка C. ept″ представляетъ собой горизонтальную комиссуру между висцеральными дугами, но можно сказать, что нѣтъ доказательствъ въ пользу того, что мы имѣемъ здѣсь, именно, эпитрематическую, а не гипотрематическую комиссуру, такъ какъ висцеральной щели нѣтъ. Дѣйствительно, мы можемъ судить въ данномъ случаѣ только по положенію разсматриваемой нами перемычки въ ряду горизонтальныхъ связей, и, судя по этому критерію, она принадлежитъ къ эпитрематической серіи. Продольныхъ комиссуръ между 4-ой и 5-ой преджаберными дугами миноги мы не находимъ.

Противъ только что высказаннаго толкованія переднихъ парныхъ элементовъ ротового скелета миноги можно сдѣлать, какъ мнѣ кажется, слѣдующія возраженія. Во-первыхъ, мы знаемъ, что передняя часть ротового скелета закладывается очень поздно въ онтогенезѣ; такъ что у совершенно развитой пескоройки мы находимъ (рис. 16, Pr. m_1) только 3-ю преджаберную дугу. Такимъ образомъ, мы должны признать, что двѣ самыхъ переднихъ дуги закладываются позднѣе, во время метаморфоза. Я не считаю позднюю закладку этихъ скелетныхъ дугъ серьезнымъ возраженіемъ противъ даннаго нами толкованія, хотя среди морфологовъ еще недавно было распространено мнѣніе, что филогенетически древніе органы должны закладываться очень рано въ онтогенезѣ. Уже изъ работъ Менерта мы знаемъ, что филогенетически очень древніе органы, если они находятся на пути къ редукціи, закладываются въ индивидуальномъ развитіи очень поздно. Въ другихъ случаяхъ это запаздываніе зависитъ отъ ценогенеза,

или эмбріональнаго (личиночнаго) приспособленія органовъ*). Этотъ послѣдній случай мы, по всей вѣроятности, и имѣемъ у циклостомъ: очень вѣроятно, что замедленіе (ретардація) въ закладкѣ и происходитъ при развитіи переднихъ висцеральныхъ дугъ миноги, какъ явленіе ценогенетическое. Такимъ образомъ, я принимаю, что стадія развитой пескоройки есть ценогенетически измѣненная стадія, и что ценогенетическое измѣненіе, между прочимъ, состоитъ и въ томъ, что происходитъ замедленіе въ развитіи цѣлаго ряда частей ротового скелета, такъ что ротовой скелетъ пескоройки представляетъ только часть ротового скелета взрослой миноги, несмотря на то, что этотъ скелетъ есть образованіе палингенетическое. Ценогенетическимъ явленіемъ я также считаю отмѣченное выше сильное развитіе вентролатеральной пластинки пескоройки сравнительно съ вентральными комиссурами жаберныхъ дугъ.

Затѣмъ можно выставить противъ висцеральнаго характера переднихъ преджаберныхъ элементовъ тотъ фактъ, что между ними не существуетъ жаберныхъ щелей. Я думаю, что принимая въ соображеніе измѣненіе функціи переднихъ жаберныхъ дугъ при утратѣ передней частью висцеральнаго аппарата циклостомъ дыхательной функціи, мы не можемъ и ожидать сохраненія жаберныхъ щелей. Мы должны отмѣтить, что редукція жаберныхъ щелей у циклостомъ произошла въ болѣе сильной степени, чѣмъ у гнатостомъ. У рыбъ спиракулярная, или гіоидная, щель въ теченіе эмбріональной жизни является въ видѣ открытой щели, вполнѣ похожей на настоящія жаберныя щели; кромѣ того, въ нѣкоторыхъ группахъ рыбъ (селахіи, хрящевые ганоиды, *Polypterus*) эта щель развита и во взрослomъ состояніи. У циклостомъ соотвѣтствующая жаберная щель развивается только до стадіи энтодермическаго впячиванія и никогда не открывается наружу, даже въ теченіе эмбріональной жизни. Мы можемъ также сказать, что и дуги, между которыми у циклостомъ лежитъ это гіоидное впячиваніе энтодермы, болѣе похожи на

*) Этотъ вопросъ разобранъ мной въ моей работѣ: „Этюды по теоріи эволюціи“ (Сѣверцовъ, 1912).

настоящія жаберныя дуги, чѣмъ тѣ дуги, которыя лежатъ впереди отъ нихъ; понятно, что и жаберныя щели, лежавшія между этими измѣненными дугами, сами атрофировались въ большей степени, чѣмъ лежащая позади ихъ щель (гіоидная).

Можно еще сказать, что эти двѣ самыя переднія дуги не имѣютъ типичныхъ висцеральныхъ нервовъ, и, дѣйствительно, мускулы этой области инервируются верхнечелюстной вѣтвью 2-го личного нерва. Дальше я постараюсь показать, что мы имѣемъ всѣ основанія думать, что здѣсь у предковъ циклостомъ были развиты типичные сегментальные висцеральные нервы.

Въ передней части головы у миноги существуютъ части скелета, о которыхъ мы еще не упоминали и значеніе которыхъ въ данное время далеко не ясно. Такъ, очень трудно сказать, что представляютъ собой такъ называемые „стилевидные хрящи", cart. styliformes, (рис. 17 Sty. C.). Казалось бы, что по аналогіи ихъ можно было бы счесть также за остатки пары висцеральныхъ дугъ. Форма этихъ хрящей, ихъ парность и ихъ отношеніе къ ротовой полости говорятъ въ пользу этого предположенія. Противъ него говоритъ ихъ положеніе и ихъ отношеніе къ сосѣднимъ частямъ: они расположены не поперечно къ оси тѣла, какъ висцеральныя дуги, а вдоль ея. Такъ какъ данныхъ для рѣшенія вопроса о морфологическомъ значеніи этихъ элементовъ слишкомъ мало, то я и оставляю вопросъ о ихъ морфологическомъ значеніи открытымъ.

Ростральнo отъ всѣхъ перечисленныхъ скелетныхъ частей лежитъ хрящевое ротовое кольцо миноги, окружающее ротовое отверстіе (рис. 17, C.An.). Я думаю, что эта часть ротового скелета циклостомъ представляетъ собой истинный ротовой скелетъ, не сводимый на какія либо части первичнаго висцеральнаго скелета предковъ циклостомъ. Если это такъ, то у насъ является вопросъ о томъ, имѣемъ ли мы здѣсь часть скелета, пріобрѣтенную миногами, какъ таковыми, и характерную только для нихъ, или ротовое кольцо унаслѣдовано ими отъ болѣе примитивныхъ, еще безчерепныхъ предковъ? Фактовъ, чтобы рѣшить этотъ вопросъ, у насъ мало, и здѣсь мы его разбирать не

будемъ, такъ какъ этого нельзя сдѣлать, не входя въ обсужденіе отношеній циклостомъ къ болѣе примитивнымъ *Chordata*, что въ настоящую минуту не входитъ въ наши задачи. Лично я склоняюсь къ мнѣнію, что ротовое кольцо циклостомъ унаслѣдовано отъ ихъ общихъ предковъ съ гнатостомами и представляетъ собой палингенетическое образованіе. Мнѣ кажется, что существованіе ротового кольца (хотя и иначе устроеннаго) у ланцетника говоритъ въ пользу этого предположенія.

Мы также еще не говорили о значеніи двухъ дорсальныхъ хрящей, а именно, передняго (рис. 17, C.d.a.) и задняго (C.d.p.) дорсальныхъ хрящей головы миноги, а также о значеніи нижнихъ непарныхъ хрящей: болѣе крупнаго задняго и маленькаго передняго (cartilago lingualis и cartilago medialis ventralis). Что касается до обоихъ дорсальныхъ хрящей, то изслѣдованіе ихъ показало мнѣ, что мы не находимъ въ тѣлѣ миноги гомодинамныхъ имъ частей: ниже, при сравненіи циклостомъ съ гнатостомами, мы увидимъ, что намъ возможно (по крайней мѣрѣ, отчасти) опредѣлить ихъ морфологическое значеніе.

Что касается до вентральныхъ хрящей, то было бы чрезвычайно важно прослѣдить ихъ развитіе, чего я, къ сожалѣнію, не могъ сдѣлать за отсутствіемъ матеріала. Было бы весьма интересно, если бы оказалось, что эти хрящи развиваются изъ передней части вентролатеральной пластинки пескоройки (рис. 16, C.VI), что, судя по положенію этихъ хрящей, является вполнѣ возможнымъ. Въ такомъ случаѣ была бы очевидна ихъ гомодинамія съ системой вентральныхъ комиссуръ между висцеральными дугами, и мы должны были бы причислить ихъ къ висцеральному скелету циклостомъ. Пока развитіе это не прослѣжено, вопросъ не можетъ считаться рѣшеннымъ.

Заканчивая на этомъ наше описаніе развитія и строенія осевого и висцеральнаго скелета миноги, мы видимъ, что наши выводы въ весьма значительной степени отличаются отъ выводовъ нашихъ предшественниковъ. Намъ еще придется не разъ въ теченіе этой работы къ нимъ возвращаться, и прежде всего въ слѣдующемъ отдѣлѣ настоящей работы, т. е. въ отдѣлѣ о мускулатурѣ, гдѣ мы

находимъ подтвержденія нѣкоторымъ изъ нашихъ выводовъ, которые пока для насъ до извѣстной степени являются гипотетическими (выводъ относительно морфологическаго значенія переднихъ висцеральныхъ дугъ).

Прежде чѣмъ закончить этотъ отдѣлъ, позволю себѣ въ очень краткой формѣ резюмировать нѣкоторые изъ полученныхъ нами результатовъ. Изслѣдуя морфологію черепа миноги, мы убѣдились, что осевой черепъ остановился на очень примитивной стадіи филогенетической эволюціи. Мы видѣли, что черепная коробка развивается исключительно насчетъ парахордальныхъ элементовъ, т. е. заднихъ и переднихъ парахордалій *) (съ парахордальными рожками), т. е. въ черепѣ (neurocranium) трабекулярнаго отдѣла, насчетъ котораго у гнатостомъ, какъ извѣстно, развивается вся передняя часть черепной коробки.

Другими словами, черепъ (по терминологіи Гегенбаура) является только хордальнымъ, а не прехордальнымъ. Но и этотъ хордальный черепъ примитивнѣе, чѣмъ черепъ гнатостомъ, такъ какъ въ немъ не развитъ затылочный отдѣлъ, т. е. отдѣлъ черепа, лежащій позади vagus. Весь черепъ сегментальнаго происхожденія, т. е. развивается изъ склеротомовъ сравнительно небольшого числа головныхъ міотомовъ (1-го . . . 5-го міотомовъ, по счету Кольцова). Хрящевыя капсулы органовъ чувствъ также являютъ чрезвычайно примитивные признаки: слуховыя капсулы сохраняютъ въ значительной степени эмбріональную яйцевидную форму и весьма слабо соединены съ осевымъ черепомъ. Непарная обонятельная капсула, лежащая впереди отъ конца хордальнаго черепа, не срастается съ черепной короб-

*) Вопросъ объ образованіи алисфеноидныхъ элементовъ остается открытымъ за отсутствіемъ данныхъ.

кой, что также является признакомъ низкой организаціи. Мы имѣемъ основаніе предположить, что первично обонятельныя капсулы были парными и что непарность ихъ, зависящая отъ сростанія, есть вторичное измѣненіе, связанное съ образованіемъ назогипофизарной полости и отверстія. Строеніе осевого скелета головы миноги видоизмѣнено приростаніемъ элементовъ висцеральнаго скелета: къ черепу позади слуховой капсулы приростаетъ 1-ая жаберная дуга, а впереди отъ слуховой капсулы—2-ая и 3-я преджаберныя дуги.

Что касается до висцеральнаго скелета, то мы нашли въ немъ весьма значительное число висцеральныхъ дугъ, а именно не менѣе двѣнадцати, изъ которыхъ 7 относятся къ жаберной области и являются типичными жаберными дугами, а 5 преджаберныхъ висцеральныхъ дугъ сдѣлались частями ротового скелета. Жаберныя щели передней области головы атрофировались, а висцеральныя дуги (1—5-ая преджаберныя дуги) измѣнили свое строеніе и въ извѣстной степени (въ своихъ вентральныхъ отдѣлахъ) редуцировались.

Собственно жаберный скелетъ построенъ по своеобразному типу, значительно отличающемуся отъ типа гнатостомъ: дуги не расчленены на подвижно сочленяющіеся отдѣлы, лежатъ поверхностно (по отношенію къ нервамъ и сосудамъ), и въ нихъ развита цѣлая система поверхностныхъ продольныхъ (горизонтальныхъ) перемычекъ (субхордальныя, эпитрематическія, гипотрематическія и вентральныя хрящевыя перемычки, или комиссуры), которыя вмѣстѣ съ дугами образуютъ чрезвычайно типичную для циклостомъ жаберную рѣшетку. Я еще разъ отмѣчаю, что, несмотря на эти различія между жаберными дугами циклостомъ и гнатостомъ, между ними

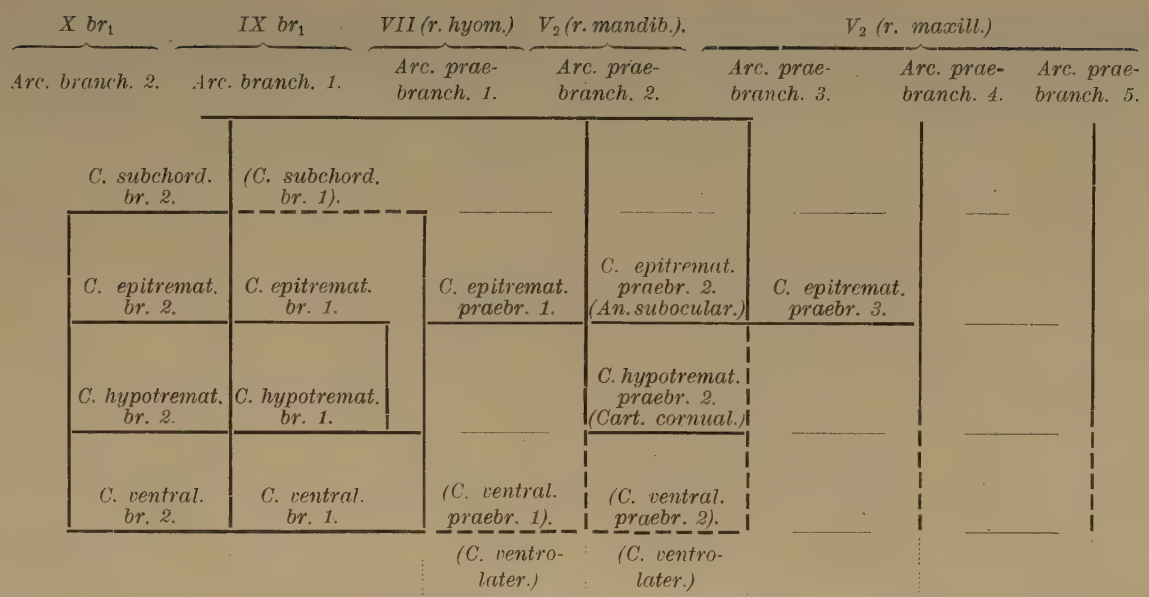

X br1
IX br1
VII (r. hyom.)
V2 (r. mandib.).
V2 (r. maxill.)
Arc. branch. 2.
Arc. branch. 1.
Arc. praebranch. 1.
Arc. praebranch. 2.
Arc. praebranch. 3.
Arc. praebranch. 4.
Arc. praebranch. 5.
C. subchord. br. 2.
(C. subchord. br. 1).
C. epitremat. br. 2.
C. epitremat. br. 1.
C. epitremat. praebr. 1.
C. epitremat. praebr. 2. (An. subocular.)
C. epitremat. praebr. 3.
C. hypotremat. br. 2.
C. hypotremat. br. 1.
C. hypotremat. praebr. 2. (Cart. cornual.)
C. ventral. br. 2.
C. ventral. br. 1.
(C. ventral. praebr. 1).
(C. ventral. praebr. 2).
(C. ventro-later.)
(C. ventro-later.)
Extrahyale (Park.); Anterior bar of the branchial basket (Woodl.).
Proc. styloid.
Praepalat. (Park.): anterior pillar of the subocular arch. (Woodl.).
Cart. later. poster.
Cart. later. anter.

Табл. D.

существуетъ гомологія, т. е. онѣ представляютъ собой видоизмѣненія одного и того же основного типа, что доказывается отношеніями между скелетомъ и зачатками скелета и мускулатуры въ началѣ развитія. Въ этомъ отношеніи я согласенъ съ А. Дорномъ. Весьма интереснымъ результатомъ нашего изслѣдованія является тотъ фактъ, что намъ не только удалось свести парныя части ротового скелета миноги, лежащія впереди отъ 1-й жаберной щели, къ элементамъ висцеральнаго скелета (т. е. дугамъ), но что мы установили существованіе этихъ хрящевыхъ комиссуръ между висцеральными дугами и въ передней (преджаберной) области головы. Это показываетъ, что такъ называемый ротовой скелетъ циклостомъ развился не изъ индифферентныхъ пяти висцеральныхъ переднихъ дугъ, но изъ отдѣла висцеральнаго скелета, видоизмѣненнаго по типу циклостомъ, т. е. превращеннаго въ жаберную рѣшетку. Прилагаемая таблица наглядно резюмируетъ наши выводы и относительно висцеральнаго скелета миноги.

3. Развитіе висцеральной мускулатуры Ammocoetes.

Изслѣдованіе висцеральной мускулатуры пескоройки было сдѣлано мной уже послѣ того, какъ было изслѣдовано развитіе скелета *Petromyzon*. Изученіе литературы по строенію и развитію мускулатуры циклостомъ показало мнѣ, что въ достаточной мѣрѣ изслѣдовано развитіе только мускулатуры міотомовъ и ихъ дериватовъ, т. е. соматической мускулатуры, но что изслѣдованіе развитія висцеральной мускулатуры затронуто въ весьма малой степени. Такъ какъ вопросъ о развитіи и строеніи мускулатуры пескоройки имѣетъ большое значеніе для рѣшенія разобранныхъ нами

выше вопросовъ, то я и предпринялъ это изслѣдованіе. Развитіе собственно жаберныхъ мышцъ описано А. Дорномъ (1884)—къ этому описанію намъ еще придется вернуться—но мускулатура передней части головы *Ammocoetes* ни имъ, ни, насколько мнѣ извѣстно, никѣмъ другимъ не изслѣдована, въ виду чего я ей посвятилъ особое вниманіе. Результаты этого изслѣдованія оказались чрезвычайно интересными для пониманія морфологіи головы какъ современныхъ циклостомъ, такъ и предковъ ихъ и вполнѣ совпали съ тѣми теоретическими выводами, къ которымъ я пришелъ на основаніи изученія скелета и нервной системы циклостомъ.

По описанію Дорна, первичный зачатокъ висцеральной мускулатуры въ жаберной области головы (Muskelschlauch) закладывается позади хрящевой (прохондральной) жаберной дуги; точнѣе можно бы сказать, что онъ лежитъ медіокаудально отъ жаберной дуги. Этотъ мускульный зачатокъ (который по положенію мы можемъ обозначить какъ m. constrictor branchialis primarius) при дальнѣйшемъ развитіи раздѣляется на двѣ части, а именно на медіальную, которую Дорнъ обозначаетъ какъ m. adductor, и на латеральную, m. constrictor. Я могу подтвердить эти наблюденія Дорна, такъ что не буду подробно останавливаться на вопросѣ о развитіи спеціально жаберной мускулатуры и только для иллюстраціи приведу рисунокъ 8 въ текстѣ, представляющій реконструкцію по поперечнымъ разрѣзамъ черезъ область второй жаберной дуги *Ammocoetes* 32-хъ дней, т. е на стадіи, когда первичный индиферентный зачатокъ, о которомъ только что писалось, распался на отдѣльные жаберные мускулы.

На этой реконструкціи видны висцеральные мускулы и 2-я жаберная дуга, при чемъ тѣ и другіе изображены съ передней (ростральной) стороны. Соматическая мускулатура, центральная нервная система, хорда и жаберные лепестки не реконструированы и обозначены такъ, какъ они видны на поперечномъ разрѣзѣ. Мы видимъ на рисункѣ 8 сильно изогнутую жаберную дугу, которая съ дорсальной стороны прилегаетъ къ хордѣ, съ вентральной же стороны лежитъ медіально отъ гипобранхіальной мускулатуры (Hyp. br.). Вы-

гибы жаберной дуги, направленные рострально и каудально, на этомъ рисункѣ не изображены, такъ какъ они въ достаточной мѣрѣ видны на реконструкціяхъ, сдѣланныхъ по сагиттальнымъ разрѣзамъ (напр., на реконструкціи рис. 15). Отмѣчу, что дуги сильно вогнуты внутрь (медіально) противъ наружнаго жабернаго отверстія; дорсально и вентрально отъ наружнаго жабернаго отверстія отходятъ отъ дуги эпи- и гипотрематическіе отростки (P. ept$_2$, P.hpt$_2$). Каудально отъ дуги, снаружи отъ жабернаго мѣшка, проходитъ слой m. constrictor (рис. 8, Const.), мускульныя волокна котораго направлены въ общемъ дорсо-вентрально, параллельно периферіи тѣла. Дорсально эта мышца прикрѣпляется къ соединительной ткани, окружающей хорду, вентрально — къ стѣнкамъ полости, въ которой лежитъ gl. thyreoidea. Въ общемъ этотъ мускулъ представляетъ тонкую и широкую мускульную пластинку, лежащую медіально и каудально отъ жаберной дуги. Нѣкоторая часть этого мускула (Const'), а именно та, которая лежитъ въ непосредственной близости отъ наружнаго жабернаго отверстія, нѣсколько болѣе дифференцирована, т. ч. волокна идутъ параллельно вогнутой части дуги, лежащей между processi epi— и hypotrematicus; эта часть служитъ, повидимому, для замыканія наружнаго жабернаго отверстія (Const'.). Ростральнo отъ жаберной дуги лежитъ вторая часть жаберной мускулатуры данной дуги, а именно m. adductor (add.); этотъ мускулъ проходитъ внутри стѣнки жаберной перегородки, медіально отъ m. constrictor. Взаимное отношеніе этихъ двухъ мускуловъ лучше видно на фронтальныхъ

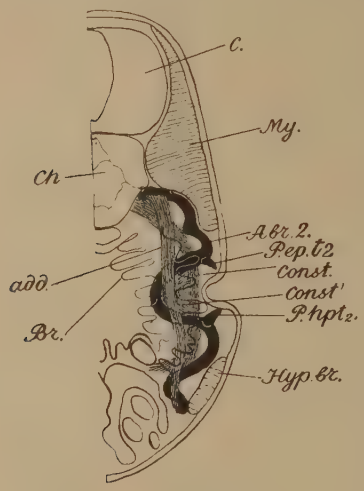


Рис. 8.

Реконструкція по поперечнымъ разрѣзамъ 2-ой жаберной дуги и висцеральной мускулатуры этой дуги. Обозначенія, какъ на таблицахъ.

разрѣзахъ, къ которымъ мы сейчасъ перейдемъ. Мускулъ этотъ представляетъ неширокій пучекъ, волокна котораго направлены дорсовентрально. Дорсально эти волокна прикрѣплены къ дорсальной части жаберной дуги (рис. 8, add.), вентрально они прикрѣпляются къ comissura ventralis между жаберными дугами. Отношеніе его къ межжаберной перегородкѣ (Br.) отчасти видно на рис. 8 въ текстѣ.

Рис. 9 и 10 въ текстѣ взяты изъ фронтальной серіи черезъ *Ammocoetes* гораздо болѣе поздней стадіи. Мускулы увеличились и разрослись, но дифференцировка ихъ не подвинулась значительно далѣе. M. constrictor сдѣлался плотнымъ мускуломъ; на томъ уровнѣ, на которомъ проходитъ разрѣзъ рис. 9, видна часть его, которую мы обозначили Const', проходящая латерально отъ дуги.

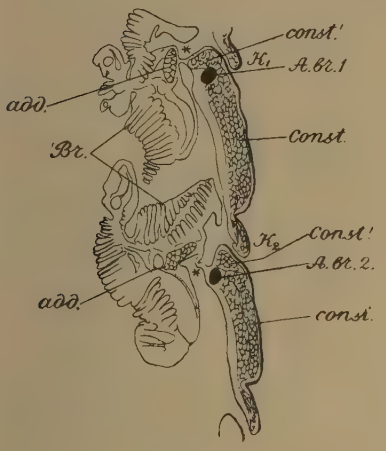


Рис. 9.

Часть фронтальнаго разрѣза черезъ жаберную область развитой пескоройки. Обозначеніе, какъ на таблицахъ.

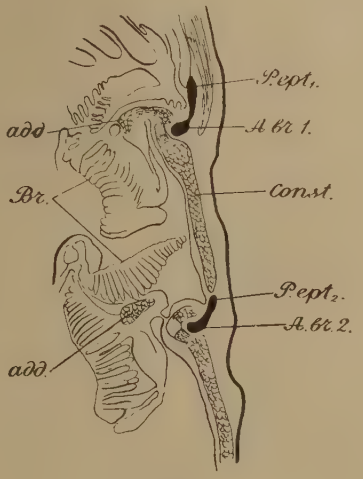


Рис. 10.

Часть фронтальнаго разрѣза черезъ ту же область (та же серія, какъ рис. 9). Обозначеніе, какъ на таблицахъ.

На этомъ же рисункѣ (рис. 9) видно положеніе m. m. adductores (add), проходящихъ медіально отъ висцеральной дуги.

Жаберная перегородка, которая раздѣляетъ два сосѣднихъ жаберныхъ мѣшка, и на которой сидятъ выросты, несущіе жаберные лепестки (Br), соединяется съ жаберной дугой тонкой двойной перепонкой (рис. 9); на рис. 9 мы видимъ, что мускулъ (add) лежитъ медіально отъ этой перепонки. Разрѣзъ, изображенный на рис. 10, въ текстѣ, проходитъ дорсально отъ разрѣза рис. 9, въ области pr. epitrematici (P.ept$_1$, Pept$_2$), и на немъ мы видимъ тѣ же мускулы (Const, add.). Но въ этой области m. constrictor (Const'.) проходитъ медіально отъ жаберной дуги (A.br. I, A.br. 2) и отъ processus epitrematicus; въ первой дугѣ видно, что эти два мускула соприкасаются, такъ что становится вполнѣ понятнымъ, что оба они произошли изъ одного зачатка.

Таковы въ главныхъ чертахъ развитіе и строеніе собственно жаберной мускулатуры *Ammocoetes*. Съ морфологической точки зрѣнія, весьма интересно, что эти жаберныя мышцы закладываются вполнѣ метамерно, соотвѣтственно метамеріи жаберныхъ дугъ и жаберныхъ мѣшковъ.

Съ точки зрѣнія метамеріи, интересно сравнить закладку мускулатуры собственно жаберной области съ закладкой мускулатуры передней части головы, и теперь я и перейду къ этому вопросу, при чемъ начну съ сравнительно весьма раннихъ стадій.

Знакомый намъ уже рис. 18 (Табл. VI) представляетъ реконструкцію такой стадіи, сдѣланную по сагиттальнымъ разрѣзамъ. Мы видимъ мозгъ (C_1, C_2, C_3), глазъ и ухо съ ductus endolymphaticus; n. trigeminus I съ r. ophtalmicus, n. trigeminus II (V_2) съ r. mandibularis medialis (r. md. m. V) и ramus maxillaris (r. mx. V), n. facialis, (VII), проходящіе впереди отъ перваго жабернаго мѣшка, между нимъ и гіоиднымъ мѣшкомъ, n. glossopharyngeus (IX), идущій по 1-ой жаберной дугѣ и, наконецъ, n. vagus съ g. laterale и шестью жаберными гангліями (X_1—X_6). Интересно, что съ вентральной стороны g. ophtalmicum (V_1) имѣется отростокъ (рис. 18, V_1,*), который можно бы счесть за самостоятельную нервную вѣтвь, но я не могъ найти нервныхъ волоконъ, выходящихъ изъ этого отростка. Бѣлоголовый (1911) описываетъ у *Ammocoetes* самостоятельный нервный ганглій;

А. Гётте (1914) считаетъ это образованіе за нервную плакоду n. trigemini I. Я видѣлъ между первымъ и вторымъ trigemini образованіе, напоминающее нѣсколько то, что описываетъ Бѣлоголовый, но, несмотря на тщательное наблюденіе на различныхъ стадіяхъ, не могъ убѣдиться въ нервной природѣ этого образованія, и не могу подтвердить его наблюденія, хотя, съ теоретической точки зрѣнія, считаю существованіе здѣсь вѣтви trigemini I вполнѣ вѣроятнымъ.

Мы видимъ на реконструкціи рис. 18 семь жаберныхъ мѣшковъ (S. br_1—S. $br._7$), которые на этой стадіи еще не открываются наружу, но отдѣлены другъ отъ друга впячиваніями энтодермическаго эпителія. Въ этихъ впячиваніяхъ лежатъ жаберныя дуги. Первый жаберный мѣшокъ находится подъ ухомъ; позади него, въ упомянутомъ впячиваніи между первымъ и вторымъ мѣшкомъ помѣщается первая жаберная дуга (A.br. 1), впереди отъ которой проходитъ n. glossopharyngeus; далѣе позади соотвѣтствующихъ мѣщковъ лежатъ (рис. 18) 2-ая...6-ая дуги (A. br. 2...A. br. 6).

Впереди отъ первой жаберной дуги, отдѣленный отъ нея точно такимъ же эктодермическимъ впячиваніемъ лежитъ гіоидный (спиракулярный) висцеральный мѣшокъ (по нашей терминологіи 1-ый преджаберный мѣшокъ). Первая преджаберная дуга, конечно, еще не заложилась; n. facialis относится топографически къ ней такъ же, какъ n. glossopharyngeus къ 1-й жаберной дугѣ, а n. n. branchialis vagi къ 2-ой... 7-ой дугамъ.

На реконструкціи (рис. 18) совершенно ясно видно, что гіоидный мѣшокъ, который у миноги никогда не открывается наружу, т. е. является болѣе атрофированнымъ, чѣмъ у *Elasmobranchii*, есть полный гомодинамъ истинныхъ жаберныхъ мѣшковъ. На этой стадіи развитія образовалось ротовое впячиваніе, и эктодермическая задняя стѣнка ротового впячиванія уже тѣсно прилегаетъ къ эктодермической передней стѣнкѣ жабернаго отдѣла кишки; послѣ изъ этой стѣнки образуется, какъ извѣстно, черезъ прорывъ ея средней части (отверстія velum) velum пескоройки (здѣсь это отверстіе еще не образовалось). Ротовое отверстіе въ передней своей части не широко

(M.), но далѣе назадъ оно выпячивается въ стороны, образуя справа и слѣва два направленныхъ къ наружному слою кожи выпячиванія (S. pr. h.), въ общемъ очень похожихъ на жаберные мѣшки (S. H, S. br. 1... S.br. 7). Позади этого выпячиванія (S. pr. h.) проходитъ r. mandibularis trigemini II (r. md. m. V), впереди отъ него — r. maxillaris trigemini II (r. mx. V). Это выпячиваніе я считаю соотвѣтствующимъ 2-й преджаберной жаберной щели; Воскобойниковъ (1910) точно такую же преспиракулярную щель у костистыхъ рыбъ, впячиваніе которой выстлано тоже эктодермой, считаетъ за гомодинамъ истинной жаберной щели. По положенію,по отношеніямъ къ нервамъ и скелету (Воскобойниковъ), мы въ обоихъ случаяхъ имѣемъ весьма большое сходство съ жаберными мѣшками (щелями). Существенная разница состоитъ въ характерѣ эпидермальной выстилки: у типичныхъ жаберныхъ щелей и у спиракулярной (1-ой преджаберной) щели выстилка энтодермическая, а у преспиракулярной (S. pr. h., 2-ой преджаберной) она происходитъ изъ эктодермы.

Мы свободно можемъ себѣ представить, что первично передняя область кишечнаго канала, въ которой образовались переднія, у современныхъ *Cyclostomata* и *Gnathostomata* атрофированныя, жаберныя щели, была выстлана энтодермой и что у предковъ тѣхъ и другихъ (*Protocraniata*) эктодермальный stomodaeum былъ развитъ гораздо слабѣе, чѣмъ у современныхъ формъ. При закрытіи этихъ жаберныхъ щелей прогрессивное развитіе stomodaeum вызвало болѣе раннюю закладку его, такъ что онъ сталъ закладываться на стадіи, когда въ мезодермѣ (боковой пластинкѣ) происходили процессы, связанные съ образованіемъ прежнихъ жаберныхъ щелей; вслѣдствіе этого получилось парадоксальное на первый взглядъ явленіе, что жаберныя щели оказываются выстланными эктодермой ротовой полости. Поэтому фактъ, что выпячиваніе S. pr. h. является выстланнымъ эктодермой, какъ мнѣ кажется, не можетъ служить возраженіемъ противъ признанія ея остаткомъ преспиракулярной жаберной щели. Здѣсь мы имѣемъ типичный случай меторизиса (Шимкевичъ).

Разсмотрѣвъ жаберныя мѣшки, мы приходимъ къ выводу, что у *Cyclostomata* эмбріонально закладывается всего девять жаберныхъ мѣшковъ, а именно: семь настоящихъ жаберныхъ мѣшковъ, соотвѣтствующихъ, по нервамъ (n. glossopharyngeus и r. r. branchiales 1—6 n. vagi) и скелету жабернымъ мѣшкамъ *Heptanchus*, 1-ый преджаберный, представляющій собой гомологъ спиракулярной жаберной щели акулъ (n. facialis), и 2-ой преджаберный (преспиракулярный, r. mandibularis n. trigemini). Установивъ, такимъ образомъ, значеніе жаберныхъ мѣшковъ, мы можемъ перейти къ описанію жаберной мускулатуры.

Зачатки еще недифференцированной жаберной мускулатуры (рис. 18, Const. P_1...Const. P_4) развиты позади переднихъ четырехъ жаберныхъ дугъ; позади пятой и шестой дугъ ихъ еще нѣтъ. Они представлены сравнительно широкими и тонкими пучками вертикально направленныхъ волоконъ; каждый такой мускульный зачатокъ (constrictor primarius) на этой ранней стадіи лежитъ позади соотвѣтствующей дуги. M. m. adductores еще не отчленились отъ этихъ m. m. constrictores primarii. Рисунокъ 18 (Табл. VI) показываетъ намъ, что положеніе и форма этихъ висцеральныхъ мускульныхъ зачатковъ чрезвычайно характерны: каждый такой зачатокъ помѣщается позади дуги на передней стѣнкѣ лежащаго позади дуги жабернаго мѣшка.

Впереди отъ перваго жабернаго мѣшка долженъ бы былъ помѣщаться гомологъ гіоидной дуги, но мы знаемъ, что эта дуга закладывается гораздо позднѣе. Но зачатокъ висцеральной мускулатуры (Const. H.) 1-го преджабернаго сегмента, совершенно подобный зачаткамъ жаберныхъ мышцъ и занимающій совершенно такое же положеніе, лежитъ на передней части 1-го жабернаго мѣшка; гомодинамія этого зачатка ясна: онъ соотвѣтствуетъ constrictores branchiales жаберныхъ дугъ, и мы можемъ обозначить его какъ constrictor praebranchialis primarius I.

Впереди отъ 1-го преджабернаго мѣшка, между нимъ и 2-мъ преджабернымъ (преспиракулярнымъ) мѣшкомъ, находится мускульный зачатокъ (VI. pr.), изъ котораго впослѣдствіи развивается глубокая мускулатура velum. Сегмен-

тально этотъ зачатокъ занимаетъ то же положеніе, что и типичные жаберные мускулы, т. е. помѣщается между 1-мъ преджаберным мѣшкомъ и 2-мъ (преспиракулярнымъ) и иннервируется вѣтвью n. trigemini II точно такъ же, какъ 1-ый преджаберный мускулъ инервируется посредствомъ n. facialis и жаберные мускулы—вѣтвями n. n. glossopharyngeus и vagus. Волокна его идутъ въ общемъ въ томъ же направленіи, какъ и волокна m. m. constrictores primiarii.

Но онъ отличается отъ нихъ, во-первыхъ, тѣмъ, что онъ лежитъ гораздо глубже, и, во-вторыхъ, тѣмъ, что онъ длиннѣе и загибается въ своей вентральной части. По его положенію, отношенію къ сосѣднимъ частямъ и по иннервацiи, мы здѣсь имѣемъ несомнѣнно сегментальный висцеральный мускулъ, гомодинамный типичнымъ жабернымъ мускуламъ, но я не думаю, чтобы мы имѣли право приравнять его цѣлому m. constrictor primarius типичнаго жабернаго сегмента. Я сравниваю первую закладку этого мускула (рис. 18, VI. pr.) съ тѣмъ, что я нахожу на болѣе позднихъ стадіяхъ развитія жаберной области въ типичныхъ жаберныхъ мускулахъ (рис. 20, add.), гдѣ въ каждой жабрѣ существуютъ тонкіе глубокіе мускульные пучки, занимающіе точно такое же положеніе; это—m. m. adductores, какъ извѣстно, выдѣлившіеся изъ m. m. constrictores primarii. Вслѣдствіе этого сходства я и думаю, что этотъ глубокій мускулъ velum данной стадіи и представляетъ собой гомодинамъ m. adductor branchialis типичной жабры: онъ вполнѣ сходенъ съ нимъ по положенію и другимъ признакамъ. Гомодинама поверхностнаго m. constrictor branchialis на этой стадіи въ области между 1-мъ и 2-мъ преджаберными мѣшками не имѣется. Впереди отъ этого мускула, рострально отъ преспиракулярнаго мѣшка, находятся два мускула, которые, по положенію и по иннервацiи, мы также должны отнести къ висцеральной, т. е. первично жаберной мускулатурѣ. Я ихъ обозначаю подъ индифферентнымъ названіемъ m. m. buccales.

Этихъ мышцъ двѣ: одна болѣе глубокая, другая болѣе поверхностная. M. buccalis posterior profundus (Bc_1) представляетъ собой довольно крупную мышцу, волокна которой идутъ дорсо-вентрально, т. е. въ томъ же направленіи,

какъ волокна m. m. constrictores primarii; они расходятся при этомъ вѣерообразно и на данной стадіи почти доходятъ до глаза. Мускулъ этотъ помѣщается впереди отъ 1-й преджаберной (преспиракулярной) щели (S. pr. h.), т. е. занимаетъ то же положеніе (рис. 18, Bc_1), что и m. velaris profundus (Vl. pr.) и m. m. adductores branchiales (add., рис. 8, 9, 10 и 20); иннервируется онъ посредствомъ r. maxillaris trigemini II. По всѣмъ этимъ даннымъ мнѣ кажется, что этотъ мускулъ (m. buccalis posterior profundus) представляетъ собой гомодинамъ глубокихъ жаберныхъ мышцъ и принадлежитъ третьему преджаберному сегменту.

Труднѣе сказать, что представляетъ собой наружный мускулъ, m. buccalis posterior superficialis (Bc. S., рис. 18), ибо онъ сильнѣе отличается отъ типичныхъ жаберныхъ мускуловъ, чѣмъ только что разсмотрѣнныя нами мышцы. Это—тонкая поверхностная мышца, лежащая на данной стадіи (рис. 18, Bc. S.) въ той же области, какъ и m. buccalis posterior profundus. По направленію волоконъ, онъ отличается отъ этого мускула и отъ типичныхъ жаберныхъ мышцъ: волокна его направлены наискось дорсокаудально и перекрещиваютъ волокна m. buccalis posterioris profundi. На болѣе позднихъ стадіяхъ эта мышца еще дальше растетъ назадъ, и направленіе ея волоконъ дѣлается почти горизонтальнымъ (рис. 19, Bc. s.). Изъ этого, мнѣ кажется, мы можемъ заключить, что это разростаніе и измѣненіе направленія волоконъ представляютъ собой вторичныя явленія и что состояніе, близкое къ первичному, сохранилось на болѣе ранней стадіи развитія; это ведетъ насъ къ заключенію, что первично направленіе волоконъ m. buccalis posterioris superficialis было такое же, какъ и m. buccalis posterioris profundi. Этотъ фактъ, а также положеніе m. buccalis posterioris superficialis относительно m. buccalis posterior profundus приводитъ насъ къ предположенію, что этотъ мускулъ представляетъ собой m. constrictor 3-го преджабернаго висцеральнаго сегмента, т. е. гомодинамъ m. constrictores заднихъ жаберныхъ сегментовъ (рис. 8, Const.).

Такимъ образомъ, въ 3-мъ преджаберномъ сегментѣ мы имѣемъ два типичныхъ для жаберной дуги мускула,

а именно, m. constrictor (s. m. buccalis posterior superficialis) и m. adductor (s. m. buccalis posterior profundus).

Мы пришли, такимъ образомъ, къ важному выводу, что на раннихъ стадіяхъ развитія вся висцеральная мускулатура передней части тѣла *Ammocoetes* расположена метамерно, соотвѣтственно метамеріи висцеральныхъ щелей и дугъ. Мускулатура 1-го преджаберная сегмента еще не дифференцирована, соотвѣтствуетъ m. constrictor primarius жаберной области, мускулатура 2-го преджаберная сегмента представлена гомодинамомъ m. adductor (m. constrictor отсутствуетъ), наконецъ, мускулатура 3-го преджаберная сегмента состоитъ изъ гомодинамовъ какъ constrictor, такъ и adductor branchialis.

Выводы, къ которымъ мы только что пришли относительно передней части головы, вполнѣ подтверждаются изученіемъ нѣсколько болѣе поздней стадіи, реконструкція которой дана на рисункѣ 19 (Табл. VI). По общему развитію скелета, нервной системы и органовъ чувствъ эта стадія, приблизительно, соотвѣтствуетъ стадіи, изображенной на рис. 1, такъ что я не буду останавливаться на описаніи этихъ органовъ.

Мы видимъ, что всѣ жаберныя дуги (A. br. 1—A. br. 7) заложились и связаны вентральными комиссурами; что впереди отъ каждой дуги открывается соотвѣтствующая жаберная щель (K_1—K_7). Позади каждой изъ шести переднихъ дугъ (A. br. 1—A. br. 6), между ней и слѣдующей за ней наружной жаберной щелью (K_2 — K_7), находится зачатокъ висцеральной мускулатуры даннаго сегмента, m. constrictor primarius (Const. P_1 — Const. P_6, рис. 19); m. constrictor primarius перваго жабернаго сегмента (Const. P_1) лежитъ между 1-ой жаберной дугой (A. br. 1) и вторымъ жабернымъ отверстіемъ (K_2), m. constrictor primarius второго жабернаго сегмента между второй дугой (A. br. 2) и третьимъ жабернымъ отверстіемъ (K_3) и т. д. Эти мускулы еще не выдѣлили изъ себя m. m. adductores жаберныхъ дугъ.

Мускульные зачатки представляютъ собой хорошо развитыя, тонкія и широкія мускульныя пластинки, во-

локна которыхъ направлены дорсовентрально. Впереди отъ первой жаберной щели, подъ слуховымъ пузырькомъ, находится широкій зачатокъ мускулатуры 1-го преджаберпаго (гіоиднаго) сегмента, m. constrictor praebranchialis 1 (Const. H). N. facialis направляется къ этому мускулу.

И этотъ зачатокъ, и зачатки жаберныхъ мышцъ значительно выросли сравнительно съ предыдущей стадіей, такъ что на рис. 19 особенно ясно видны ихъ метамерное расположеніе и ихъ сходство другъ съ другомъ.

Впереди отъ m. constrictor praebranchialis 1 мы видимъ знакомый намъ m. velaris profundus (Vl. pr.), направленіе волоконъ котораго чрезвычайно типично; онъ залегаетъ въ боковыхъ частяхъ velum. Кнаружи отъ него находится мускулъ, котораго на предыдущей стадіи не было (Const. Vl.). Положеніе этого мускула поверхностное, т. е. такое же, какъ и положеніе m. m. constrictores branchiales primarii и constrictor praebranchialis 1, и по формѣ онъ чрезвычайно похожъ на нихъ, такъ какъ представляетъ собой широкую и тонкую пластинку съ волокнами, направленными дорсо-вентрально. Вслѣдствіе этого сходства и по его положенію въ ряду метамерныхъ висцеральныхъ мышцъ, мы можемъ съ полнымъ правомъ признать этотъ мускулъ за constrictor velaris, s. constrictor praebranchialis 2, т. е. за гомодинамъ m. m. constrictores branchiales жаберной области.

Если это такъ, то во второмъ преджаберномъ сегментѣ (сегментъ r. mandibularis n. trigemini) мы должны признать существованіе обоихъ типичныхъ для жабернаго мускульнаго сегмента компонентовъ, а именно, m. constrictor (= constrictor velaris) и m. adductor branchialis (= m. velaris profundus).

Впереди отъ 2-го преджабернаго сегмента находятся обѣ мышцы, составлявшія 3-ій преджаберный сегментъ предшествующей стадіи, а именно, m. buccalis posterior profundus (Bc_1) и m buccalis posterior superficialis (Bc. s.). Первый отличается отъ предшествующей стадіи только величиной, второй же весьма сильно выросъ въ длину, и волокна его приняли почти горизонтальное направленіе, такъ что

сходство его съ остальными m. m. constrictores branchiales въ весьма значительной степени утратилось.

Впереди отъ m. buccalis posterior profundus, въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ нимъ, находится маленькій мускулъ, котораго на предшествующей стадіи не было, и волокна котораго направлены сзади и снизу вверхъ и впередъ.

Этотъ мускулъ мы обозначимъ индифферентнымъ именемъ m. buccalis anterior externus (рис. 19, Bc_2). По аналогіи съ только что описанными мускулами, я думаю, что онъ принадлежитъ къ четвертому преджаберному сегменту головы циклостомъ, скелетъ котораго не развитъ у *Ammocoetes*, но существуетъ, какъ мы видѣли, у взрослой миноги.

Описанная стадія весьма интересна для вопроса о сегментаціи висцеральной мускулатуры. Взглядъ на реконструкцію рис. 19 (Табл. VI) показываетъ, что вся висцеральная мускулатура сегментирована по одному и тому же плану, и что типичные висцеральные (первичножаберные) мускульные сегменты существуютъ и въ передней части головы, гдѣ жаберные мѣшки видоизмѣнены и рудиментарны и гдѣ части висцеральнаго скелета еще не заложились. Всего мы можемъ насчитать на этой стадіи десять сегментовъ висцеральной мускулатуры, изъ которыхъ четыре приходятся на переднюю область головы: сходство между этими передними метамерами и задними, типично жаберными сегментами видно непосредственно на реконструкціи (рис. 19).

Реконструкція рис. 20 (Табл. VI) представляетъ мускулатуру *Ammocoetes* 45 дней, т. е. гораздо болѣе взрослаго, чѣмъ только что описанные. Строеніе скелета этой стадіи описано мной раньше, такъ что нѣтъ надобности на немъ подробно останавливаться. Для насъ важно, что жаберныя дуги дифференцированы, и что впереди отъ первой жаберной дуги развились зачатки, состоящіе изъ густой, близкой къ слизистому хрящу мезенхимы, а именно, зачатки 1-ой преджаберной *) (H B'), 2-ой преджаберной **) (M B_1') и 3-ей преджаберной ***) висцеральныхъ дугъ (Pr. m_1).

*) Гомологъ подъязычной дуги гнатостомъ.

**) Гомологъ челюстной дуги гнатостомъ.

***) Гомологъ 1-ой преджаберной дуги гнатостомъ.

На реконструкціи изображены три переднихъ жаберныхъ сегмента. Въ каждомъ изъ нихъ мы находимъ m. constrictor ($Const_1$, $Const_2$, $Const_3$) съ типичнымъ, знакомымъ намъ по предшествующимъ реконструкціямъ расположеніемъ волоконъ; но, кромѣ того, отъ constrictor primarius предшествующихъ стадій въ его передней части отдѣлился тонкій пучекъ волоконъ, образовавшій m. adductor branchialis (add_1, add_2, add_3); такимъ образомъ, m. constrictor primarius распался на m. constrictor branchialis и m. adductor branchialis. Отношенія этихъ мускуловъ другъ къ другу и къ частямъ скелета хорошо видны на рис. 20, который и дополняетъ въ этомъ отношеніи рисунки 8, 9 и 10 въ текстѣ. Мускулатура перваго преджабернаго сегмента (H B′), въ общемъ, расположена точно такъ же (Const. H.), какъ и на предыдущей стадіи, подъ слуховымъ пузырькомъ (Au), но въ передней части ея мы видимъ дифференцировку тонкаго медіальнаго пучка волоконъ (add. H), представляющаго собой явный гомодинамъ m. m. adductores arcuum жаберныхъ сегментовъ: теперь мы можемъ сказать, что между мускулатурой 1-го преджабернаго сегмента и мускулатурой жаберныхъ сегментовъ существуетъ полное соотвѣтствіе, такъ какъ въ тѣхъ и другихъ существуютъ какъ m. constrictores, такъ и m. adductores branchiales.

Въ области этого сегмента находится описанный нами скелетный зачатокъ (H B′), который мы, на основаніи его положенія и отношеній къ сосѣднимъ органамъ, признали за 1-ую преджаберную дугу, т. е. за гомодинамъ жаберной дуги и за гомологъ гіоидной дуги.

По отношенію къ мускулатурѣ гіоиднаго сегмента, какъ видно изъ рис. 20 (const. H, add. H и H B′), этотъ скелетный зачатокъ, въ общемъ, занимаетъ такое же положеніе, какъ жаберныя дуги (A. br. 1, A. br. 2...) относительно жаберныхъ мышцъ ($Const_1$, $Const_2$, $Const_3$... add_1, add_2, add_3). На рис. 20 ясно видно отношеніе n. facialis къ 1-му преджаберному сегменту висцеральной мускулатуры.

Мускулатура 2-го преджабернаго сегмента, т. е. мускулатура velum, въ общемъ, имѣетъ то же строеніе, что и на предыдущей описанной стадіи, т. е. состоитъ изъ m. constrictor veli (Const. vl.) и m. veli profundus (Vl. pr.), m.

veli profundus въ дорсальной своей части распался на два пучка: одинъ направленный дорсокаудально къ уху, другой прямо дорсально, и, кромѣ того, въ немъ дифференцировался слой глубокихъ горизонтально направленныхъ волоконъ (рис. 20, VI. pr.). Положеніе этой мускулатуры второго преджаберпаго сегмента, гомодинамной, какъ мы сказали, m. constrictor + m. adductor жаберныхъ дугъ, не измѣнилось. Въ области этой мускулатуры лежитъ зачатокъ M B_1', который представляетъ собой 2-ую преджаберную дугу. Зачатокъ этотъ уже на этой ранней стадіи чрезвычайно сближенъ съ зачаткомъ H B', между тѣмъ мускулатура 2-го преджаберпаго сегмента (рис. 20, const. Vel. и VI. pr.), повидимому, сохранила свое первичное положеніе, такъ какъ разстояніе ея отъ сосѣднихъ сегментовъ висцеральной мускулатуры (1-го и 3-го преджаберныхъ висцеральныхъ сегментовъ), приблизительно, такое же, какъ разстояніе между отдѣльными сегментами жаберной мускулатуры ($Const_1$, $Const_2$, $Const_3$, рис. 18, 19, 20). Поэтому трудно ожидать, что положеніе зачатка M B'_1 относительно мускуловъ constrictores veli, будетъ такое же, какъ положеніе жаберныхъ дугъ относительно соотвѣтствующихъ жаберныхъ мускуловъ.

Мы видимъ, что типичная жаберная дуга помѣщается у передняго края m. constrictor (рис. 20, $Const_{1, 2, 3}$) и, въ общемъ, помѣщается латерально отъ него; послѣднее не такъ типично, такъ какъ благодаря изогнутости дуги нѣкоторыя части ея помѣщаются медіально отъ мускулатуры (ср. рис. 9, 10). Зачатокъ 2-ой преджаберной дуги у *Ammocoetes* помѣщается медіально отъ m. constrictor и въ задней части этого широкаго мускула. (Рис. 20, M B'_1 и Const. VI.) Если принять во вниманіе, что здѣсь произошло сильное измѣненіе функціи, такъ какъ M B'_1 изъ жаберной дуги превратился въ часть ротового скелета, то это измѣненіе положенія станетъ вполнѣ понятнымъ. Существеннымъ остается то, что дуга осталась въ области того же мускульнаго сегмента, къ которому она первично принадлежитъ.

На рис. 20, (а также на рис. 3 и 4 въ текстѣ) ясно видно отношеніе r. mandibularis medialis trigemini II къ

мускулатурѣ velum; поверхностный r. mandibularis не изображенъ на реконструкціи, но виденъ на рис. 3 въ текстѣ. Впереди отъ 2-го преджабернаго сегмента находится, какъ мы видѣли, 3-й висцеральный метамеръ. Поверхностный мускулъ этого сегмента, m. buccalis posterior superficialis (Bc. S.), гомодинамный m. constrictores branchiales, на этой стадіи настолько измѣнилъ свою форму, что сдѣлался совершенно непохожимъ на m. m. constrictores жаберной области, съ которыми на стадіи рис. 18 онъ еще имѣлъ большое сходство. Теперь это (Bc. S. рис. 20) очень длинный поверхностный мускулъ съ горизонтально направленными волокнами, которыя тянутся горизонтально отъ самаго передняго конца головы до середины слухового пузырька. M. buccalis posterior profundus также измѣнилъ свою форму (ср. рис. 18 и 19, Bc_1 съ рис. 20, Bc_1): волокна его теперь расходятся гораздо болѣе, чѣмъ въ предыдущихъ стадіяхъ, т. ч. мускулъ имѣетъ вѣерообразный видъ. Кнутри отъ этого мускула находится знакомая намъ скелетная дуга, представляющая собой, какъ мы видѣли, 3-ю преджаберную висцеральную дугу. Хотя точно такъ же, какъ и 2-я преджаберная дуга, она лежитъ не совсѣмъ такъ по отношенію къ мускулатурѣ даннаго сегмента, какъ настоящія жаберныя дуги къ жабернымъ мускуламъ, но, по положенію, мы можемъ съ опредѣленностью отнести ее къ данному 3-му преджаберному сегменту. Нервами этого сегмента являются вѣточки r. maxillaris trigemini II.

Мы видѣли, на предыдущей стадіи маленькій мускулъ, который обозначили какъ buccalis anterior externus (Bc_2) и отнесли къ 4-му преджаберному сегменту. На данной стадіи (рис. 20, Bc_2) этотъ мускулъ чрезвычайно разросся въ дорсальномъ направленіи, такъ что его волокна впереди отъ обонятельнаго отверстія, въ такъ называемой верхней губѣ, встрѣчаются съ мускульными волокнами того же мускула другой стороны тѣла и перекрещиваются между собой. Такимъ способомъ развивается своеобразная, состоящая изъ наискось перекрещивающихся пучковъ мышечныхъ волоконъ мускулатура верхней губы *Ammocoetes* (рис. 19 и 20, Bc_2). Первоначально мускульные за-

чатки Bc_2 парные, но затѣмъ они, благодаря описанному процессу скрещиванія, образуютъ одинъ непарный поверхностный слой верхней губы *) *Ammocoetes*.

Если мы обратимся къ рисунку 20, то увидимъ, что нѣсколько впереди и отчасти кнутри отъ m. buccalis anterior externus (Bc_2) лежитъ еще одинъ мускулъ, волокна котораго направлены вентродорсально и каудально, такъ что перекрещиваютъ подъ острымъ угломъ волокна m. buccalis anterioris externi; этотъ мускулъ по положенію мы можемъ назвать m. buccalis anterior internus (Bc_3). Такимъ образомъ, впереди отъ 1-го предчелюстнаго мускульнаго сегмента мы имѣемъ два мускула, съ волокнами, направленными, въ общемъ, въ дорсовентральномъ направленіи, а именно, m. buccalis anterior externus и m. buccalis anterior internus. Эти мышцы инервируются r. maxillaris trigemini II.

На основаніи изслѣдованія скелета взрослой миноги мы пришли къ выводу, что въ головѣ циклостомъ имѣются остатки пяти преджаберныхъ дугъ, т. е., что у предковъ циклостомъ впереди отъ 3-й преджаберной дуги (Pr. m'_1) *Ammocoetes* были еще двѣ развитыхъ висцеральныхъ дуги, представленные у современныхъ миногъ переднимъ и заднимъ боковыми хрящами ротового скелета. Фактъ существованія двухъ только что описанныхъ мышцъ пескоройки вполнѣ совпадаетъ съ этимъ выводомъ; эти двѣ висцеральныхъ мышцы на раннихъ стадіяхъ развитія сходны съ метамерными мышцами жабръ, т. е. m. buccalis anterior externus очень похожъ на m. m. constrictores branchiales, m. buccalis anterior internus на m. m. adductores arcuum; сходство это наибольшее на раннихъ стадіяхъ развитія, гораздо меньше, какъ мы видѣли, на болѣе позднихъ стадіяхъ; по аналогіи я думаю, что мы должны признать, что оба m. m. buccales anteriores представляютъ собой висцеральныя мышцы, т. е. m. m. constrictor и adductor 4-го преджабернаго сегмента головы циклостомъ.

*) Во избѣжаніе недоразумѣній, отмѣчаю, что такъ называемая верхняя губа *Ammocoetes* не гомологична верхней губѣ *Gnathostomata*.

Только что изученная нами стадія даетъ наиболѣе полную картину метамернаго расположенія висцеральныхъ мышцъ *Ammocoetes*. Мы видимъ, что у ней вполнѣ типичнымъ образомъ развились мышцы жабернаго аппарата, а именно, въ каждомъ жаберномъ сегментѣ развились поверхностный m. constrictor и глубокій m. adductor branchialis; такихъ жаберныхъ мускульныхъ метамеровъ, соотвѣтственно числу жаберныхъ мѣшковъ, мы находимъ семь (задній только что началъ закладываться); передній изъ нихъ иннервируется посредствомъ n. glossopharyngeus, задніе—вѣтвями n. vagus; этимъ жабернымъ сегментамъ соотвѣтствуютъ жаберныя дуги 1—7. Первый преджаберный (гіоидный) сегментъ висцеральной мускулатуры состоитъ изъ m. constrictor и m. adductor praebranchialis и находится въ завѣдываніи n. facialis; ему соотвѣтствуетъ 1-ая преджаберная дуга скелета (extrahyale Паркера).

Второй преджаберный сегментъ представленъ поверхностнымъ constrictor velaris, s. constrictor praebranchialis 2 (=constrictor branchilis) и глубокимъ m. veli profundus s. adductor praebranchialis 2 (=adductor branchialis); иннервируется онъ r. mandibularis trigemini II. Этому сегменту соотвѣтствуетъ еще недифференцированная 2-я преджаберная дуга (зачатокъ стилевиднаго отростка взрослой миноги).

Впереди отъ этого мускульнаго сегмента лежатъ еще два преджаберныхъ сегмента (m. m. buccalis). 3-й преджаберный висцералный мускульный сегментъ состоитъ изъ m. buccalis posterior superficialis, s. constrictor praebranchialis 3 (=constrictor branchialis), и m. buccalis posterior profundus, s. adductor praebranchialis 3 (=adductor branchialis). Иннер-

вируются эти мускулы посредствомъ r. maxillaris n. trigemini. Скелетной дугой этого сегмента, какъ мы видѣли, является arc. praebranchialis 3.

4-й преджаберный мускульный сегментъ состоитъ изъ m. buccalis anterior externus, s. constrictor praebranchialis 4 (=constrictor branchialis) и m. buccalis anterior internus, s. adductor praebranchialis 4 (=adductor branchialis). Иннервируется онъ такъ же, какъ и предшествующій сегментъ, r. maxillaris n. trigemini II. Скелетной дуги, которая бы ему соотвѣтствовала, у *Ammocoetes* нѣтъ, но у миноги, какъ мы видѣли, таковая есть: а именно, задній боковой хрящъ ротового скелета.

Я не буду описывать строенія висцеральной мускулатуры болѣе позднихъ стадій развитія *Ammocoetes*, такъ какъ на нихъ не происходитъ значительныхъ морфологическихъ измѣненій, но, вслѣдствіе разрастанія отдѣльныхъ мышцъ и налеганія ихъ другъ на друга, картина ихъ метамернаго строенія становится гораздо менѣе ясной, и резюмирую результаты, къ которымъ мы пришли.

Мы видѣли, что висцеральная мускулатура *Ammocoetes* отъ передняго конца тѣла до послѣдняго жабернаго метамера имѣетъ первично метамерное строеніе и на всемъ своемъ протяженіи сегментирована по одному и тому же типу. Каждый висцеральный метамеръ состоитъ первично изъ двухъ мышцъ, съ первично дорсовентрально направленными волокнами: а именно, поверхностной—m. constictor branchialis, s. praebranchialis, и болѣе глубокой—m. adductor branchialis, s. praebranchialis. Въ переднихъ сегментахъ висцеральной мускулатуры характерныя черты метамернаго строенія выражены яснѣе на раннихъ стадіяхъ развитія и болѣе или менѣе исчезаютъ по мѣрѣ дальнѣйшаго развитія. Въ висцеральной области цикло-

стомъ мы имѣемъ 11 вполнѣ типично выраженныхъ метамеровъ висцеральной мускулатуры; ихъ отношенія другъ къ другу, а также къ висцеральнымъ дугамъ и нервамъ видны ясно на прилагаемой таблицѣ.

Метамерія висцеральнаго скелета, мускуловъ и нервовъ Petromyzon.

Висцеральный скелетъ.		Висцеральные мускулы.	Нервы.
1. *Arcus visceralis 1* . . .	*Arc. praebranchialis 5.* (*Cart. lateralis anterior* взрослаго животнаго).	———	———
2. *Arcus visceralis 2* . . .	*Arc. praebranchialis 4.* (*Cart. lateralis posterior* взрослаго животнаго).	*M. constrictor praebranchialis 4,* *s. buccalis anterior externus.* *M. adductor praebranchialis 4,* *s. buccalis anterior internus.*	*R. maxillaris* V_2.
3. *Arcus visceralis 3* . . .	*Arc. praebranchialis 3.* (*Praepalatinum W. K. Parker, anterior pillar of the subocular arch, Woodl* взрослаго животнаго).	*M. constrictor praebranchialis 3,* *s. buccalis posterior superficialis.* *M. adductor praebranchialis 3,* *s. buccalis posterior profundus.*	
4. *Arcus visceralis 4* . . .	*Arc. praebranchialis 2.* (*Proc. styloideus* взрослаго животнаго).	*M. constrictor praebranchialis 2,* *s. constrictor velaris.* *M. adductor praebranchialis 2,* *s. m. velaris profundi.*	*R. mandibularis* V_3.
5. *Arcus visceralis 5* . . .	*Arc. praebranchialis 1.* (*Extrahyale W. K. Parker, anterior arch of the branchial basket, Woodl.* взрослаго животнаго).	*M. constrictor praebranchialis 1.* *M. adductor praebranchialis 1.*	*R. hyomandibularis VII.*
6. *Arcus visceralis 6* . . .	*Arc. branchialis 1.*	*M. constrictor branchialis 1.* *M. adductor branchialis 1.*	*R. branchialis IX.*
7. *Arcus visceralis 7* . . .	*Arc. branchialis 2.*	*M. constrictor branchialis 2.* *M. adductor branchialis 2.*	*R. branchialis 1 X.*
8. *Arcus visceralis 8* . . .	*Arc. branchialis 3.*	*M. constrictor branchialis 3.* *M. adductor branchialis 3.*	*R. branchialis 2 X.*
9. *Arcus visceralis 9* . . .	*Arc. branchialis 4.*	*M. constrictor branchialis 4.* *M. adductor branchialis 4.*	*R. branchialis 3 X.*

Висцеральный скелетъ.		Висцеральные мускулы.	Нервы.
10. Arcus visceralis 10 . . .	*Arc. branchialis 5.*	*M. constrictor branchialis 5.* *M. adductor branchialis 5.*	*R. branchialis 4 X.*
11. Arcus visceralis 11 . . .	*Arc. branchialis 6.*	*M. constrictor branchialis 6.* *M. adductor branchialis 6.*	*R. branchialis 5 X.*
12. Arcus visceralis 12 . . .	*Arc. branchialis 7.*	*M. constrictor branchialis 7.* *M. adductor branchialis 7.*	*R. branchialis 6 X.*

Таблица представляетъ мускулы пескоройки, но чтобы дать полное представленіе о метамеріи висцеральной области, я внесъ въ таблицу двѣ переднія преджаберныя висцеральныя дуги (передній и задній боковые хрящи), которыя у пескоройки еще не развиты.

Общія обозначенія для рисунковъ на таблицахъ и въ текстѣ.

$A.br_1$—$A.br_7$ — жаберныя дуги 1—7.
ad—ad — передніе дорсальные отростки жаберныхъ дугъ.
add, add_1, add_2, add_3... — m. m. adductores branchiales.
AddH. — m. adductor praebranchialis 1.
Aov. — aorta ventralis.
Aov', *Aov''* — лѣвая и правая вѣтви aorta ventralis.
Arc. praebranch 1, 2, 3, 4, 5. — 1-ая—5-ая преджаберныя дуги.
Art. b_1—*Art.* b_6 — arteriae branchiales 1—6.
av—av — передніе вентральные отростки жаберныхъ дугъ.
a. vert. 1 — arcus vertebralis 1-us.
Au — слуховой пузырекъ.
Bc_1 — m. buccalis posterior profundus, s. m. adductor praebranchialis 3.
Bc_2 — m. buccalis anterior externus, s. m. constrictor praebranch. 4.
Bc_3 — m. buccalis anterior internus, s. m. adductor praebranchialis 4.
Bc. S — m. buccalis posterior superficialis, s. m. constrictor praebranchialis 3.
Br —
Br_1—Br_2 — } 1-й, 2-й жаберные мѣшки.

C — головной мозгъ.
C_1, C_2, C_3 — передній, средній и задній отдѣлы эмбріональнаго мозга.
Cart. annul. —
C. An. — кольцевидный хрящъ.
C. aud. — слуховая капсула.
C. d. a. — cartilago dorsalis anterior.
C. d. p. — cartilago dorsalis posterior.
$C.\ ept_2$, $C.\ ept_3$ — commissura epitrematica между 1-ой и 2-ой, 2-ой и 3-ей и т. д. жаберными дугами.
C. ept. M. — commissura epitrematica между 2-ой преджаберной и 3-ей преджаберной дугами (arcus subocularis взрослаго животнаго).
C. ept'. — commissura epitrematica между 3-ей и 4-ой преджаберными дугами.
C. ept. H', *C. ept. H* — commissura epitrematica между преджаберными дугами.
ch. — chorda dorsalis.
$C.\ hpt_1$. — commissura hypotrematica между 1-ой преджаберной и 1-ой жаберной дугами.
$C.\ hpt_2$—$C.\ hpt_3$ — commissura hypotrematica между 1-ой и 2-ой, 2-ой и 3-ей жаберными дугами.
Cart. lingual. — cartilago linguale.
Cart. med. ventr. —
C. p. ch. — cornua parachordalia.
Const. —
$Const_1$ — отдѣлы m. constrictor branchialis.
$Const_1$, $Const_2$, $Const_3$... — m. m. constrictores branchiales 1, 2, 3.
Const. H. — m. constrictor praebranchialis 1.
Const. P_1, *Const* P_2, *Const* P_3. — m. m. constrictores branchiales primarii 1, 2, 3...
Const. vl. — m. constrictor velaris s. constrictor praebranchialis 2.
$C.\ sch_1$, $C.\ sch_2$, $C.\ sch_3$... — commissurae subchordales между 1-ой и 2-ой, 2-ой и 3-ей, 3-ей и 4-ой и т. д. жаберными дугами.
Cv_1—Cv_6 — commissurae ventrales между 1-ой и 2-ой, 2-ой и 3-ей и т. д. жаберными дугами.
C. vl. — cartilago ventro-lateralis.
Ep_1, Ep_2. — epiphysis 1 и 2.
H. — сердце.
HB. — arc. praebranchialis 1.
HB'. — вентральная часть 1-ой преджаберной дуги.
HB''. — дорсальная часть 1-ой преджаберной дуги.
Hyp. — hypophysis.
Hyp. br. — поджаберная мускулатура.
I. — infundibulum.
Int. — кишечный каналъ.
K_1—K_7. — жаберныя щели 1—7.
LM. — спинной отдѣлъ наружнаго слоя міотомовъ головы.
LM_1. — нижній отдѣлъ этихъ міотомовъ.

M. — ротовое отверстіе.
MB, MB'. — дорсальный отдѣлъ 2-ой преджаберной дуги (arcus praebranchialis 2).
MB_1, MB_1. — вентральный отдѣлъ 2-ой преджаберной дуги (proc. styloideus взрослаго животнаго рис. 17).
M. K. —, *M. M.* — } медіальный отдѣлъ головныхъ міотомовъ.
MM_4. MM_5, MM_6. — медіальные отдѣлы 4-го, 5-го и 6-го міотомовъ тѣла.
M_7. —, *My.* — } туловищная мускулатура.
N. — органъ обонянія.
Ne. — наружный носовой проходъ.
Nk. — носовая капсула.
Nk_1. — боковая часть носовой капсулы.
Nk'. — медіальный отдѣлъ носовой капсулы.
Oe. — глазъ.
Ol, ol. — правая и лѣвая обонятельныя ямки развитого *Ammocoetes*.
Oph. — n. ophtalmicus.
P_2—P_6. — processi subchordales posteriores.
P. ch. p. — parachordalia posteriora.
P. ch. a. — parachordalia anteriora.
P. d. — задніе дорсальные отростки.
P. ept$_1$, *P. ept*$_2$... — processi epitrematici 1-ой, 2-ой и т. д. жаберныхъ дугъ.
P. hpt$_1$, *P. hpt*$_2$... — processi hypotrematici 1-ой, 2-ой и т. д. жаберныхъ дугъ.
P. hpt. M. — processus hypotrematicus 2-ой преджаберной дуги, s. cart. cornualis взрослаго животнаго.
Pr. m_1, *Pr* m_1'. — arcus praebranchialis 3, s. col. anterior; arcus subocularis взрослаго животнаго.
Pr. m_2. — arcus praebranchialis 4, s. cartilago lateralis posterior взрослаго животнаго.
Pr. m_3. — arcus praebranchialis 5, s. cartilago lateralis anterior взрослаго животнаго.
Ps. br. — псевдобранхіальная борозда.
pv. — задніе вентральные отростки жаберныхъ дугъ.
r. buc VII. — ramus buccalis n. facialis.
r. md. l. V. — r. mandibularis lateralis n. trigemini.
r. md. m. V, r. md V. — r. mandibularis medialis n. trigemini.
r. mx. V. — r. maxillaris n. trigemini.
r. hyom. VII. — r. hyomandibularis n. facialis.
S. — septum между обонятельными ямками.
S. br$_1$, *S. br*$_2$, *S. br*$_3$... — saccus branchialis 1, 2, 3 и т. д.
S. ch. a_2—*S. ch.* a_6 — processi subchordales anteriores.
S. H. — saccus praebranchialis 1.
S. pr. h. — saccus praebranchialis 2.
Sty. c. — cart. styliformis.

Vel. — velum.
Vl. pr. — m. velaris profundus, s. adductor praebranchialis 2.
II. — n. opticus.
V_1. — n. trigeminus I.
V_2. — n. trigeminus II.
VII. — n. facialis.
VII—X. — коммиссуры между n. facialis и n. vagus.
IX. — n. glossopharyngeus.
IX br. — r. branchialis n. glossopharyngei.
X_1 –X_6. — ganglia branchialia n. vagi 1—6.
X br. — r. branchialis n. vagi.
X br_1—*X* br_6. — n. n. branchiales vagi 1—6.
XI. — n. lateralis vagi.

Объясненіе рисунковъ на таблицахъ.

Табл. I—VI.

На всѣхъ рисункахъ нервная система обозначена желтоватымъ цвѣтомъ, части скелета — лиловымъ и голубымъ, мускулы — краснымъ цвѣтомъ. Всѣ рисунки сдѣланы съ большимъ штативомъ Цейсса при туб. въ 160 mm. на уровнѣ столика микроскопа, посредствомъ большого рисовальнаго прибора Цейсса. Рис. 6 и 7 сдѣланы съ гомогенной апохром. иммерсіей 2 mm. Зейберта и комп. ок. 4; рисунки 8, 11, 13 съ апохроматомъ 4 mm. и комп. окул. 4* Цейсса: остальные рисунки (кромѣ рис. 12, 16 и 17, которые сдѣланы при значительно меньшихъ увеличеніяхъ) съ апохроматомъ Цейсса 8 mm. и комп. окуляромъ 4*. При репродукціи рисунки уменьшены.

Табл. I.

Рис. 1. Графическая реконструкція передней части тѣла личинки *Petromyzon Planeri* 24 дней по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: центральная нервная система, головные нервы, органы высшихъ чувствъ, хорда, черепной и висцеральный скелетъ. На этой стадіи заложились переднія parachordalia и всѣ жаберныя дуги.

Табл. II.

Рис. 2. Поперечный разрѣзъ черезъ голову личинки *Petromyzon Planeri* 23 дней, на который, по сосѣднимъ разрѣзамъ, нанесено положеніе первой пары жаберныхъ дугъ. Разрѣзъ проходитъ черезъ середину слуховыхъ капсулъ.

Рис. 3. Поперечный разрѣзъ черезъ голову личинки *Petromyzon Planeri* нѣсколько болѣе развитой, чѣмъ изображенная на рис. 1. Разрѣзъ прошелъ впереди отъ глазныхъ пузырей.

Рис. 4. Поперечный разрѣзъ той же серіи, прошедшій черезъ глазные пузыри.

Рис. 5. Поперечный разрѣзъ той же серіи, прошедшій между глазными пузырями и слуховыми пузырьками.

Рис. 6. Часть поперечнаго разрѣза черезъ личинку *Petromyzon Planeri* той же стадіи, какъ та, которая изображена на рис. 3—5; разрѣзъ прошелъ въ области, гдѣ образуются заднія parachordalia, черезъ слуховые пузырьки.

Рис. 7. Часть разрѣза изъ той же серіи, какъ тотъ, съ котораго сдѣланъ рис. 6; разрѣзъ прошелъ позади слуховыхъ пузырьковъ, черезъ дорсальный конецъ первой жаберной дужки.

Рис. 8. Часть фронтальнаго разрѣза черезъ личинку *Petromyzon Planeri* той же стадіи, какъ рис. 3—5; разрѣзъ проходитъ черезъ заднія parachordalia и первую жаберную дугу.

Табл. III.

Рис. 9. Графическая реконструкція осевого скелета головы и дорсальной части первой жаберной дуги по серіи фронтальныхъ разрѣзовъ черезъ личинку *Petromyzon Planeri* той же стадіи, какъ та, съ которой сдѣланъ рис. 8. На этомъ рисункѣ положеніе гангліевъ головныхъ нервовъ нанесено по одному изъ фронтальныхъ разрѣзовъ и реконструированы передніе міотомы тѣла.

Рис. 10. Графическая реконструкція вентральной части жабернаго аппарата, сердца, брюшной аорты и выходящихъ изъ нея сосудовъ, сдѣланная по серіи фронтальныхъ разрѣзовъ черезъ личинку *Petromyzon Planeri* нѣсколько старше той, которая изображена на предыдущемъ рисункѣ.

Рис. 11. Часть фронтальнаго разрѣза черезъ личинку *Petromyzon Planeri* той же стадіи, какъ изображенная на рис. 15. На разрѣзѣ виденъ дорсальный конецъ второй жаберной дужки съ отходящими отъ него отростками.

Рис. 12. Графическая реконструкція черепа и передней дорсальной части жабернаго скелета, сдѣланная по серіи фронтальныхъ разрѣзовъ черезъ вполнѣ развитую пескоройку (*Petromyzon Planeri*) той же стадіи, какъ та, съ которой сдѣлана реконструкція рис. 16.

Рис. 13. Фронтальный разрѣзъ черезъ переднюю часть головы личинки *Petromyzon Planeri* на стадіи, когда проксимальный отдѣлъ стилевиднаго хряща только что заложился. Разрѣзъ проходитъ черезъ слуховой пузырекъ и parachordale anterius+cornu parachordale лѣвой стороны.

Рис. 14. Графическая реконструкція передней части тѣла личинки *Petromyzon Planeri* 41 дня по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: центральная нервная система, головные нервы, глазъ и слуховой пузырекъ, хорда, черепъ и передняя часть жабернаго скелета.

Табл. IV.

Рис. 15. Графическая реконструкція передней части личинки *Petromyzon Planeri* 26 дней по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: центральная нервная система и головные нервы, органы высшихъ чувствъ, осевой скелетъ головы, хорда и весь висцеральный скелетъ этой стадіи.

Табл. V.

Рис. 16. Графическая реконструкція передней части тѣла развитой пескоройки *Petromyzon Planeri*, сдѣланная по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: центральная нервная система, головные нервы, хрящевыя капсулы органовъ обонянія и слуха, хорда, 3 переднія жаберныя дуги и передній, состоящій изъ слизистаго хряща отдѣлъ висцеральнаго скелета. Обыкновенный хрящъ на этомъ рисункѣ обозначенъ лиловымъ цвѣтомъ, слизистый—голубымъ.

Табл. VI.

Рис. 17. Графическая реконструкція передней части скелета взрослаго *Petromyzon Planeri*, сдѣланная по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: передняя часть позвоночника, черепъ со скелетными капсулами органовъ обонянія и слуха, ротовой скелетъ и передняя часть висцеральнаго скелета. Дабы не осложнять рисунка, не изображены непарные вентральные хрящи ротового скелета. На реконструкціи нанесены главныя вѣтви головныхъ нервовъ.

Рис. 18. Графическая реконструкція передней части тѣла поздняго эмбріона *Petromyzon Planeri* по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На ней изображены: центральная нервная система (абрисомъ), головные нервы и органы высшихъ чувствъ, жаберныя дуги, висцеральные мѣшки и сегменты висцеральной мускулатуры.

Рис. 19. Графическая реконструкція передней части тѣла личинки *Petromyzon Planeri* той же стадіи, какъ та, которая изображена на реконстр. рис. 1, сдѣланная по сагиттальнымъ разрѣзамъ. На реконструкціи изображены: центральная нервная система,

головные нервы, органы высшихъ чувствъ, хорда, черепъ и висцеральный скелетъ данной стадіи; кромѣ того, нанесены сегменты висцеральной мускулатуры и жаберныя щели; положеніе висцеральныхъ мѣшковъ не обозначено.

Рис. 20. Графическая реконструкція по сагиттальнымъ разрѣзамъ черезъ переднюю часть тѣла личинки *Petromyzon Planeri* 45 дней, на которой представлены: центральная нервная система, головные нервы, хорда, черепъ, переднія жаберныя дуги и 3 преджаберныя висцеральныя дуги пескоройки; кромѣ того, нанесены всѣ передніе сегменты висцеральной мускулатуры.

О культивированьи in vitro соединительной ткани взрослыхъ млекопитающихъ.

А. Максимовъ,

Профессоръ Императорской Военно-Медицинской Академіи.

I. Вступленіе и литература.

Идея о возможности изученія живыхъ элементовъ многоклѣточнаго организма внѣ этого послѣдняго, въ искусственныхъ условіяхъ, какъ извѣстно, впервые была успѣшно примѣнена для экспериментальныхъ біологическихъ изслѣдованій Harrison (34–37). Затѣмъ, въ теченіе послѣднихъ 5 лѣтъ, цѣлый рядъ изслѣдователей, съ Carrel и Burrows во главѣ (7—15, 4,5), усиленно разрабатывалъ эту область, и въ настоящее время въ наукѣ уже имѣется по данному вопросу довольно обширная литература.

Усиленное вниманіе, которое сразу же выпало на долю новаго метода, вполнѣ понятно. Онъ даетъ возможность, съ одной стороны, наблюдать живыя клѣтки тѣла высшихъ позвоночныхъ въ идеально простыхъ условіяхъ опыта, совершенно внѣ какихъ бы то ни было вліяній механическаго, химическаго, или нервнаго характера, исходящихъ отъ другихъ элементовъ тѣла, и, съ другой стороны, позволяетъ примѣнять къ нимъ любыя экспериментальныя воздѣйствія.

Однако, при всемъ обиліи и разнообразіи соотвѣтственной литературы, въ ней до сихъ поръ ясно ощущается одинъ весьма существенный пробѣлъ—отсутствіе сколько нибудь точныхъ и достовѣрныхъ систематическихъ изслѣдованій

гистологическаго характера. Авторы описываютъ въ культурахъ тканей in vitro различныя клѣтки, пытаются слѣдить за ихъ превращеніями и судьбой, но ни объ ихъ тончайшемъ строеніи, ни объ ихъ отношеніяхъ другъ къ другу, ни тѣмъ болѣе о ихъ происхожденіи изъ тѣхъ или другихъ опредѣленныхъ, заранѣе извѣстныхъ элементовъ нормальной ткани точныхъ данныхъ пока не получено. Имѣется лишь большое количество отдѣльныхъ, разрозненныхъ, частью кромѣ того сомнительныхъ наблюденій. Причины этого, конечно, понятны—авторы, занимавшіеся культурами in vitro, не были спеціалистами гистологами, преслѣдовали другія, болѣе обще-біологическія задачи и не примѣняли цѣлесообразной техники.

Между тѣмъ, вполнѣ очевидно, что и для полученія даже совершенно общихъ, не стоящихъ въ прямой связи съ морфологіей біологическихъ данныхъ о жизни тканей внѣ организма, точная гистологическая разработка вопроса съ помощью совершенной методики безусловно необходима. Только она можетъ, въ концѣ концовъ, дать изслѣдователю дѣйствительно ясное и исчерпывающее представленіе о томъ, что и какъ происходитъ въ его культурахъ. Обратно, методъ культивированья тканей in vitro несомнѣнно имѣетъ огромное значеніе и для чистой морфологіи, спеціально для гистологіи. Онъ открываетъ обширныя перспективы въ совершенно новомъ, неожиданномъ направленіи и даетъ возможность экспериментальнымъ путемъ приблизиться къ рѣшенію безчисленнаго ряда вопросовъ, касающихся тончайшаго строенія живого вещества и особенно гистогенеза, генетическихъ соотношеній между элементами различныхъ тканей. Достаточно отмѣтить, насколько заманчивымъ должна представляться для всякаго, интересующагося современными сложными и разнорѣчивыми и въ большинствѣ достаточно запутанными ученіями о развитіи клѣтокъ крови и соединительной ткани, возможность по желанію искусственно изолировать тѣ или другіе элементы этихъ тканей и изучать ихъ дальнѣйшія превращенія, безъ постояннаго опасенія смѣшать ихъ со сходными формами совершенно другого происхожденія и значенія.

Такъ какъ въ цѣломъ рядѣ работъ о культурахъ тканей соотвѣтственная литература приведена и разобрана съ большою тщательностью (см. напр. Аврoровъ и Тимофеевскій 2, Dilger 25, O. Hertwig 39, Lambert 49, Lambert и Hanes 50, Uhlenhut 69 и др.), то въ настоящей работѣ будетъ достаточно самаго краткаго обзора общихъ результатовъ, достигнутыхъ по сіе время, съ нѣсколько болѣе детальнымъ упоминаніемъ только тѣхъ данныхъ, которыя имѣютъ морфологическое значеніе.

Культивированью въ питательныхъ средахъ внѣ организма, т. н. эксплантированью, подвергались самыя разнообразныя ткани, преимущественно высшихъ позвоночныхъ, млекопитающихъ и птицъ, рѣже амфибій, притомъ какъ взрослыхъ особей, такъ, главнымъ образомъ, и эмбріоновъ. Въ отличіе отъ Harrison (34—36), взявшаго въ своихъ первыхъ опытахъ въ качествѣ питательной среды лимфу (лягушки), почти всѣ послѣдующіе авторы пользовались для этого быстро свертывающейся плазмой крови, большею частью аутогенной или гомогенной, т. е. взятой отъ того же самаго животнаго или отъ другого животнаго того же вида. Гораздо рѣже (M. R. Lewis и W. H. Lewis 51—54) примѣнялась искусственная смѣсь точно извѣстнаго состава, напр. Локковская или Рингеровская жидкость и т. п. Такая среда въ сущности, конечно, уже не можетъ считаться питательной, а лишь консервирующей, и если тканевые элементы здѣсь все-таки могутъ расти, то во всякомъ случаѣ ростъ этотъ всегда гораздо слабѣе, скоро прекращается и питательный матеріалъ для него очевидно получается изъ накопленныхъ уже ранѣе въ самихъ клѣткахъ запасовъ.

Маленькіе кусочки тканей, помѣщенные въ асептическую, доступную постоянному наблюденію влажную камеру (см. ниже технику), въ каплю питательной среды (въ нужныхъ случаяхъ при температурѣ тѣла), могутъ въ теченіе долгаго времени, напр. до десяти дней и болѣе, оставаться живыми. На нихъ наблюдаются разныя проявленія жизни—активное движеніе, раздражимость, воспріятіе питательныхъ веществъ, прижизненная окраска, фагоцитозъ. Но что важнѣе всего—они показываютъ постепенно развивающееся явленіе роста. Изъ состава ткани въ окружающую среду распространяются тѣ или другіе клѣточные элементы, образуя вокругъ эксплантированнаго кусочка поясъ новообразованной ткани большей или меньшей ширины. Что здѣсь, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, дѣло идетъ не только, какъ думали нѣкоторые авторы (Jolly 43, Dilger 25), о сохраненіи жизни и объ активномъ движеніи, объ эмиграціи, но, кромѣ того, и о настоящемъ ростѣ и размноженіи, въ настоящее время безповоротно доказано очень многими изслѣдованіями, показавшими наличность фигуръ дѣленія и несомнѣнное, иногда очень рѣзкое, увеличеніе числа клѣточныхъ элементовъ и общаго объема ткани.

Какъ можно было ожидать уже a priori, наиболѣе демонстративное и энергичное разростаніе in vitro наблюдается тогда, когда дѣло идетъ о зародышевомъ матеріалѣ. Но въ послѣднее время (Champy 19, 21 и др.) доказано, что при случаѣ in vitro могутъ начать размножаться элементы даже такихъ тканей взрослыхъ млекопитающихъ, которые въ составѣ нормальнаго организма никогда не проявляютъ этой способности. Даже ткани взрослыхъ амфибій, хотя и медленно, все же могутъ расти внѣ организма (Drew 28, Uhlenhut 69).

Для успѣшнаго развитія и роста тканевыхъ элементовъ, кромѣ подходящаго химическаго состава среды, температуры и т. под., безусловно требуется еще одно условіе механическаго свойства—присутствіе какого либо плотнаго субстрата, на которомъ растущія клѣтки могли бы находить для себя опору. Въ качествѣ такого субстрата въ свернувшейся плазмѣ служатъ нити фибриноваго остова. Если среда жидка, то въ толщѣ ея ткань развиваться не можетъ, и если ростъ здѣсь всетаки наблюдается, то только либо на поверхности стекла влажной камеры, либо на поверхности самой жидкости, имѣющей, благодаря поверхностному натяженію, въ извѣстной степени тоже характеръ плотной перепонки.

Такъ какъ количество питательной среды, окружающей эксплантированный кусочекъ, очень невелико и въ ней, кромѣ того, совершенно отсутствуетъ циркуляція, то понятно, что даже при наличности вначалѣ всѣхъ нужныхъ для успѣшнаго роста условій, клѣтки очень скоро начнутъ страдать, съ одной стороны отъ недостатка питательнаго матеріала, а съ другой—отъ накопленія въ окружности ихъ продуктовъ обмѣна. Въ результатѣ сперва ростъ и размноженіе, а потомъ и остальныя проявленія жизни начнутъ ослабѣвать и затѣмъ прекратятся и, въ концѣ концовъ, наступитъ смерть всей культуры. Скорость, съ которой достигается это истощеніе питательной среды, различна для различныхъ тканей, въ зависимости отъ энергіи ихъ обмѣна; больше всего она у зародышевыхъ тканей теплокровныхъ, меньше всего у тканей взрослыхъ холоднокровныхъ.

Несмотря на цѣлый рядъ попытокъ, естественно напрашивавшаяся мысль объ устройствѣ влажной камеры съ постоянно продолжающимся токомъ питательной среды пока не осуществлена удовлетворительно. Продолженіе существованія эксплантированныхъ тканей достигается болѣе простымъ, косвеннымъ путемъ, перенятымъ изъ бактеріологической техники—пересѣвомъ на новую среду. Если растущій кусочекъ ткани, на высотѣ его жизнедѣятельности, напр., въ случаѣ зародышевой ткани птицы или млекопитающаго приблизительно на третій или четвертый день, вынуть изъ влажной камеры и, сохраняя асептическія предосторожности, промыть въ Рингеровскомъ растворѣ, который удалитъ всѣ вредные продукты обмѣна, и посадить въ новую влажную камеру съ новой порціей питательной среды, то клѣтки продолжаютъ жить и развиваться дальше. Повторяя черезъ опредѣленные промежутки времени такіе пересѣвы, удалось очень значительно продлить жизнь тканей внѣ организма (Carrel 8, 14).

При этомъ оказалось, что въ большинствѣ случаевъ при первыхъ пересѣвахъ энергія роста эксплантированной ткани замѣтно повышается, но затѣмъ постепенно вновь ослабѣваетъ и иногда, наконецъ, окончательно угасаетъ. Тѣмъ не менѣе, однако, подбирая особенно благопріятную питательную среду, напр. прибавляя къ плазмѣ крови нѣкоторыя стимулирующія ростъ вещества, въ родѣ тканевыхъ экстрактовъ, удается значительно продлить жизнь эксплантированной ткани (Carrel 8, 14, Ebeling 29, Walton 70). Энергія роста въ удачныхъ случаяхъ при этомъ не только не ослабѣваетъ, но даже усиливается и зародышевая соединительная ткань цыпленка въ опытахъ Carrel (14) достигла возраста 28 мѣсяцевъ, перенеся 358 пересѣвовъ, и продолжала при этомъ расти дальше. Удается, слѣдовательно, цѣлесообразно подбирая внѣшнія условія, получить въ дѣйствительности, повидимому, неограниченно растущую, „безсмертную“ ткань, клѣтки которой одарены такой же энергіей роста, какъ и какіе нибудь микроорганизмы. Очевидно, что въ этихъ случаяхъ существованія въ клѣткахъ внутреннихъ причинъ, которыя влекли бы за собою, въ концѣ концовъ, неминуемо смерть живого вещества, признать нельзя.

Несмотря на то, что цѣлый рядъ авторовъ пытался измѣненіемъ состава питательной среды въ культурахъ и дѣйствіемъ различныхъ другихъ условій вызвать тѣ или иныя закономѣрныя измѣненія въ развитіи эксплантированныхъ тканей (напр. Carrel 12, 13, Lambert и Hanes 50 и др.) и этимъ путемъ приблизиться къ болѣе ясному представленію какъ о причинахъ наступающаго послѣ эксплантаціи роста и размноженія, такъ и о механизмѣ этого роста и вообще о сущности тѣхъ процессовъ, которые происходятъ in vitro, опредѣленныхъ результатовъ въ этомъ отношеніи не получено. Несомнѣнно, что жизненные процессы in vitro должны рѣзко отличаться отъ того, что наблюдается въ нормальномъ организмѣ; но, во всякомъ случаѣ, въ нихъ все-таки должны проявляться тѣ же самыя потенціи развитія, которыя заложены уже въ клѣткахъ нормальнаго организма и которыя внутри послѣдняго не проявляются только потому, что встрѣчаютъ непреодолимое препятствіе въ регулирующемъ воздѣйствіи на нихъ со стороны всѣхъ остальныхъ тканей тѣла. Уже самъ по себѣ процессъ изоляціи клѣтокъ, такимъ образомъ, навѣрно вызываетъ появленіе раздражителей для роста и активируетъ унаслѣдованныя потенціи развитія (Oppel 64, 65). Кромѣ того, химизмъ питательной среды и всѣ остальныя внѣшнія условія, встрѣчаемыя тканью in vitro, конечно, и непосредственно вліяютъ на ея клѣтки, частью также, быть можетъ, какъ раздражители для роста, частью какъ либо иначе.

Что именно происходитъ съ различными спеціально дифференцированными клѣтками тѣхъ или другихъ тканей въ эксплантатѣ и какое значеніе имѣетъ здѣсь процессъ размноженія и роста, на это имѣющійся разнорѣчивый литературный матеріалъ не даетъ опредѣленнаго отвѣта.

Одни авторы (Champy 17—20, Champy и Kritch 23) весьма рѣшительно высказываются въ пользу того, что измѣненія зародыше-

выхъ и даже взрослыхъ тканей сводятся къ настоящей обратной дифференцировкѣ, къ анаплазіи, идущей настолько далеко, что напр. эпителій и соединительная ткань даютъ въ результатѣ общую массу совершенно индифферентныхъ клѣтокъ. Даже такіе высоко спеціализированные элементы, какъ зернистые лейкоциты, будто бы могутъ, теряя зерна, возвращаться къ типу незернистыхъ одноядерныхъ элементовъ (Champy и Kritch 23, Foot 31). Это, по Champy, происходитъ, однако, только въ томъ случаѣ, если элементы данной ткани въ культурѣ случайно совершенно освобождаются отъ задерживающаго вліянія сосѣдней ткани; если же напр. эпителій остается въ тѣсномъ соприкосновеніи съ соединительной тканью, то обратной дифференцировки не получается.

Большинство же авторовъ, напротивъ, находитъ, что различныя дифференцированныя клѣточныя формы, взятыя изъ организма, хотя и претерпѣваютъ ненормальный ростъ, но остаются рѣзко отграниченными другъ отъ друга, такъ что, напр., эпителій и соединительная ткань продолжаютъ быть рѣзко отличными (Congdon 24, Lambert 49, Lambert и Hanes 50). Иногда наблюдаются даже, наоборотъ, признаки идущей впередъ дифференцировки, съ образованіемъ новыхъ, болѣе сложныхъ клѣточныхъ формъ, иногда нѣсколькихъ, изъ одной болѣе простой, первоначальной. Дальше всего въ этомъ направленіи пошли Аврoровъ и Тимофеевскій (2), описавшіе развитіе in vitro разнообразнѣйшихъ элементовъ изъ незернистыхъ лейкоцитовъ лейкэмической крови.

Что касается спеціально морфологическихъ и гистологическихъ данныхъ въ литературѣ о культурахъ тканей, то здѣсь авторы съ одной стороны изучали топографію культуръ и пытались установить общій характеръ роста той или иной ткани (напр. эпителія, соединительной ткани и т. д.) и выяснить происхожденіе находимыхъ въ культурахъ разнородныхъ элементовъ (Congdon 24, Champy 20, Lambert 48, 49, Lambert и Hanes 50, M. R. Lewis и W. H. Lewis 53 и др.), а съ другой обращали особое вниманіе на цитологическія особенности послѣднихъ (M. R. Lewis и W. H. Lewis 54 и др.).

Изъ всѣхъ видовъ тканей организма позвоночныхъ соединительная ткань оказалась обладающей наибольшей способностью расти и развиваться in vitro. Такъ какъ она въ качествѣ стромы, сопровождающей сосуды, пронизываетъ всѣ части тѣла, то неудивительно, что и при посѣвахъ, сдѣланныхъ изъ эпителіальныхъ, мышечныхъ или нервныхъ органовъ въ громадномъ большинствѣ случаевъ именно ея элементы выступаютъ на первый планъ и часто даже совершенно заглушаютъ ростъ другихъ, специфическихъ клѣтокъ.

Первой и главной составной частью развивающейся in vitro соединительной ткани всегда являются типичныя, длинныя, веретенообразныя или звѣздчатыя клѣтки, размножающіяся болѣе или менѣе энергично и лучеобразно, въ видѣ копій, продвигающіяся во всѣ стороны изъ эксплантированнаго кусочка въ питательную среду и лежащія либо поодиночкѣ, либо сплетающіяся въ сѣтеобразную ткань.

На второмъ планѣ описываются разной формы и величины подвижныя, блуждающія клѣтки, въ большемъ или меньшемъ количествѣ разсѣянныя между веретенообразными.

Эти же два вида клѣтокъ многими авторами были найдены и въ многократно пересѣянныхъ культурахъ соединительной ткани (Ebeling 29), и Carrel (9) удалось даже получить чистыя культуры тѣхъ и другихъ.

Кромѣ того многіе авторы наблюдали въ растущей in vitro соединительной ткани образованіе многоядерныхъ гигантскихъ клѣтокъ, частью путемъ амитоза, частью путемъ сліянія (Lambert 48, 49, Lambert и Hanes 50, Weil 71).

Какъ блуждающія, такъ особенно гигантскія клѣтки проявляютъ часто весьма рѣзко выраженную фагоцитарную дѣятельность по отношенію къ остаткамъ мертвыхъ элементовъ, лежащимъ въ культурѣ, къ различнымъ случайно попавшимъ въ послѣднюю инороднымъ тѣламъ, напр., бумажнымъ волокнамъ или къ искусственно прибавленнымъ, напр., спорамъ ликоподія.

Происхожденіе всѣхъ описанныхъ клѣточныхъ формъ въ культурахъ до сихъ поръ совершенно не выяснено, и данныя авторовъ въ этомъ отношеніи сводятся къ простымъ предположеніямъ (Congdon 24 и др.). Весьма своеобразны заключенія, къ которымъ приходитъ Grawitz со своими учениками (Grawitz 32, Grawitz, Schlaefke и Uhlig 33)—по ихъ мнѣнію въ культурахъ аортальныхъ клапановъ и роговицы млекопитающихъ новыя клѣтки возникаютъ не путемъ дѣленія предсуществующихъ, а путемъ новообразованія изъ волокнистаго промежуточнаго вещества.

Изъ спеціальныхъ типовъ соединительной ткани подвергались изслѣдованію кроветворные органы—селезенка, костный мозгъ, лимфатическіе узлы, а также ткань серозныхъ оболочекъ (Drew 28, Foot 30, 31, Lambert 48, Lambert и Hanes 50, Авроровъ и Тимофеевскій 2, Sundwall 67). И здѣсь также всегда имѣлись налицо вышеупомянутые длинные веретенообразные элементы. Но въ еще большемъ количествѣ, и еще раньше, тотчасъ вслѣдъ за приготовленіемъ культуры, въ питательную среду проникали очень разнообразные элементы съ характеромъ блуждающихъ клѣтокъ. Слѣдуетъ признать, что сдѣланныя въ этихъ изслѣдованіяхъ попытки разобраться во всѣхъ этихъ клѣточныхъ формахъ, выяснить ихъ происхожденіе и свести ихъ на извѣстныя для нормальной ткани элементы въ большинствѣ весьма мало удачны и что результаты чаще всего очень неопредѣленны, а иногда даже сомнительны. Достаточно, напр., упомянуть о томъ, что, по Foot (31), изъ малыхъ лимфоцитовъ прямо развиваются стойкія соединительнотканныя и даже жировыя клѣтки, а изъ зернистыхъ полиморфноядерныхъ лейкоцитовъ, какъ уже упомянуто, путемъ анаплазіи съ потерей зеренъ и округленіемъ частей ядра получаются большія, даже дѣлящіяся незернистыя клѣтки. Принимаемое многими активное участіе „эндотелія“ въ образованіи блуждающихъ элементовъ ничѣмъ не доказано.

Можно еще упомянуть, что Авроровъ и Тимофеевскій (2) и Champy (18) наблюдали довольно явственный ростъ зародышеваго хряща кролика, причемъ, по Champy, обратная дифференцировка выражена здѣсь весьма слабо и даже, наоборотъ, будто бы образуется новое промежуточное вещество.

Что касается крови, то помимо уже упомянутыхъ выше указаній Champy и Kritch (23), по которымъ помѣщенные in vitro въ кровяную плазму зернистые лейкоциты курицы и черепахи подвергаются анаплязіи и обратно превращаются въ незернистые лейкоциты, наибольшее вниманіе привлекаютъ къ себѣ чрезвычайно интересныя и важныя данныя Авророва и Тимофеевскаго (2). Въ культурахъ лейкэмической крови человѣка въ плазмѣ кролика лимфоциты, прогрессивно развиваясь, размножаясь и дифференцируясь, превращались въ цѣлый рядъ разнообразныхъ клѣточныхъ формъ—въ макрофаги, гигантскія клѣтки и даже въ настоящія веретенообразныя или звѣздчатыя соединительнотканныя клѣтки.

Эпителіальная ткань, какъ сказано, особенно у взрослыхъ животныхъ, несравненно менѣе способна проявлять активный ростъ in vitro, чѣмъ соединительная ткань. Однако, въ цѣломъ рядѣ случаевъ удалось доказать несомнѣнное, довольно рѣзкое размноженіе эпителіальныхъ элементовъ, взятыхъ у зародышей млекопитающихъ. Такъ, напр., это нашли Champy (17, 18, 21) для почки, щитовидной и другихъ железъ, Авроровъ и Тимофеевскій (2) для альвеолъ легкаго, кожи и слизистой оболочки мочевого пузыря. Lambert и Hanes (50) и др. культивировали эпителій раковыхъ опухолей крысъ. По Champy (21) несомнѣнный, хотя и слабый и медленный ростъ констатируется и въ эпителіи железъ (напр. щитовидной) нормальныхъ взрослыхъ млекопитающихъ. Наконецъ, Drew (28) и Uhlenhut (69) удалось получить культуры эпителія кожи и почки даже отъ взрослой лягушки.

Характерной гистологической особенностью эпителіальныхъ элементовъ in vitro, по сравненію съ соединительнотканными, является ихъ наклонность, отмѣчаемая всѣми безъ исключенія авторами, расти въ видѣ тонкихъ пластовъ, мембранъ, въ которыхъ отдѣльныя клѣтки болѣе или менѣе уплощены, располагаются въ одинъ или нѣсколько слоевъ и часто даже сливаются другъ съ другомъ на подобіе синцитія. Эпителіальныя мембраны эти располагаются либо на поверхности стекла, либо на поверхности капли плазмы или, наконецъ, одѣваютъ поверхность лежащихъ въ культурѣ компактныхъ массъ соединительной ткани. Типично организованныхъ железистыхъ трубокъ никогда не получается и ростъ, слѣдовательно, несомнѣнно атипиченъ; что онъ, по Champy, сопровождается даже обратной дифференцировкой до совершенно безразличнаго эмбріональнаго состоянія, упоминалось уже выше.

Какихъ либо явленій роста со стороны элементовъ поперечнополосатыхъ мышцъ in vitro до сихъ поръ никто не наблюдалъ. Что же касается гладкихъ мышечныхъ элементовъ (мочевой пузырь кролика), то они, по Champy (20), размножаются in vitro довольно энергично и притомъ анаплязируются въ простыя соединительнотканныя клѣтки.

Вопросомъ о способности нервныхъ элементовъ существовать и размножаться in vitro интересовались очень многіе авторы. Классическія изслѣдованія Harrison (34—37), легшія въ основу всего ученія о культурахъ тканей, какъ извѣстно, и были какъ разъ произведены надъ эмбріональными нейробластами амфибій. Находясь внѣ организма въ каплѣ свернувшейся лимфы, эти клѣтки оставались долгое время живыми и, хотя и не размножались, но подвергались специфической дифференцировкѣ, образуя длинные отростки, голыя нервныя волокна. Сходные результаты впослѣдствіи были получены другими авторами (Ingebrigtsen 42 и др.) и для зародышей млекопитающихъ.

Извѣстно, что хотя нервныя клѣтки взрослыхъ позвоночныхъ и не способны размножаться, но, будучи помѣщены внѣ организма въ питательную среду, онѣ въ теченіе долгаго времени остаются живыми и обнаруживаютъ явленія т. н. нейрокладизма, т. е. образуютъ новые, болѣе или менѣе длинные, иногда развѣтвленные отростки.

Могутъ ли элементы нейроглiи развиваться и размножаться in vitro, не рѣшено. Наблюденіе Champy (21), по которому въ эксплантированной сѣтчаткѣ послѣ дегенераціи нервныхъ элементовъ начинаются митозы въ Мюллеровскихъ волокнахъ, даетъ основаніе допускать эту возможность.

Что касается цитологическихъ изслѣдованій, производившихся надъ культурами тканей, то здѣсь можно упомянуть, во-первыхъ, о томъ, что, по большинству авторовъ, размноженіе элементовъ происходитъ путемъ каріокинеза. Однако, несмотря на это, цѣлый рядъ авторовъ признаетъ и возможность амитоза (Champy 19, Foot 30, 31, Drew 28, Sundwall 67 и др.), а нѣкоторые приписываютъ ему даже первенствующее значеніе.

Тончайшей структурѣ протоплазмы клѣтокъ разныхъ тканей in vitro и спеціально вопросу о хондріозомахъ въ нихъ посвящена работа M. R. Lewis и W. H. Lewis (54). Они изслѣдовали эти органоиды клѣтки какъ въ свѣжемъ состояніи, частью съ помощью прижизненной окраски, такъ и на фиксированныхъ препаратахъ. Однако, въ виду того, что методика авторовъ была крайне несовершенна (препараты фиксировались парами осміевой кислоты и изслѣдовались in toto, безъ приготовленія срѣзовъ), результаты ихъ, въ общемъ и не давшіе чего либо существенно новаго, не могутъ претендовать на особое значеніе.

Всѣми безъ исключенія авторами, подвергавшими культуры тканей болѣе тщательному гистологическому изслѣдованію, бросалось въ глаза обиліе блестящихъ жировыхъ капелекъ въ протоплазмѣ клѣтокъ in vitro. Спеціальныя изслѣдованія показали (Игнатовичъ 41, Кронтовскій и Полевъ 46), что это обыкновенный нейтральный жиръ. Такъ какъ онъ находится въ клѣткахъ энергично двигающихся и размножающихся, то онъ очевидно не можетъ служить показателемъ какихъ либо дегенеративныхъ процессовъ. По Lambert и Hanes (50), образованіе жировыхъ капель тѣсно связано съ лежащими въ протоплазмѣ Альтманновскими зернами (хондріозомами), являясь,

слѣдовательно, примѣромъ „гранулярно-жирового синтеза". M. R. Lewis и W. H. Lewis (54), наоборотъ, никакой связи между хондріозомами и выработкой жира не нашли. Что касается источника жира здѣсь, то таковымъ можетъ, очевидно, считаться внѣшняя среда, т. е. кровяная плазма; въ виду того, однако, что, по Игнатовичу (41), жиръ накопляется даже въ клѣткахъ культивируемыхъ въ Рингеровской жидкости, этотъ авторъ считаетъ возможнымъ признать образованіе нейтральнаго жира и изъ самой протоплазмы.

Вещества липоиднаго характера, по Кронтовскому и Полеву (46), могутъ быть иногда въ небольшомъ количествѣ доказаны только въ старыхъ, уже отмирающихъ культурахъ, гдѣ они появляются частью въ результатѣ аутолиза, частью же благодаря измѣненію нейтральнаго жира.

Какъ видно изъ приведеннаго обзора, гистологическія и гистогенетическія данныя, имѣющіяся въ литературѣ о тканевыхъ культурахъ, очень скудны. Детальная разработка относящихся сюда морфологическихъ проблемъ, особенно поскольку онѣ касаются соединительной ткани и крови, должна открыть новыя широкія перспективы и представляется въ высшей степени заманчивой задачей.

Въ теченіе двухъ послѣднихъ лѣтъ мною предпринятъ рядъ систематическихъ экспериментальныхъ изслѣдованій съ помощью метода культивированья тканей млекопитающихъ внѣ организма. Они были направлены, главнымъ образомъ, къ разрѣшенію различныхъ вопросовъ гистологическаго и гистогенетическаго характера, назрѣвшихъ въ настоящее время въ ученіи о строеніи и развитіи элементовъ крови и соединительной ткани. Я приготовилъ за это время много сотенъ культуръ изъ самаго различнаго матеріала, какъ отъ зародышей, такъ и отъ взрослыхъ животныхъ.

Все изслѣдованіе естественнымъ образомъ распалось на множество отдѣльныхъ, частныхъ задачъ, которыя, однако, всегда оставались тѣсно связанными другъ съ другомъ. По самому ходу дѣла представляется наиболѣе цѣлесообразнымъ не откладывать опубликованіе результатовъ до ихъ окончанія въ полномъ объемѣ, а излагать ихъ въ видѣ отдѣльныхъ статей, по мѣрѣ выясненія того или другого вопроса.

Первой, основной задачей для меня явилось сравнительное изслѣдованіе явленій превращенія и развитія, ко-

торыя разыгрываются въ культурахъ соединительной ткани, взятой изъ взрослаго, окончательно сформированнаго организма млекопитающаго. Цѣлесообразнѣе всего было при этомъ начать съ простѣйшаго вида соединительной ткани—съ обыкновенной неоформленной рыхлой волокнистой ткани, гдѣ различные клѣточные элементы довольно точно изучены, причемъ болѣе или менѣе выяснены ихъ измѣненія при воспаленіи, регенераціи и т. д. (Максимовъ 55—62). Этотъ объектъ представляетъ собою особый интересъ также еще и потому, что именно обычная рыхлая соединительная ткань диффузно распредѣлена по всему организму и что именно ея элементы въ громадномъ большинствѣ случаевъ служили у различнѣйшихъ авторовъ источникомъ для новообразованія ткани in vitro.

Настоящее изслѣдованіе имѣетъ, такимъ образомъ, главной задачей прослѣдить возможно точно всѣ тѣ превращенія, которыя претерпѣваютъ in vitro въ питательной средѣ различныя клѣтки рыхлой соединительной ткани. Такъ какъ съ самаго начала изслѣдованія встрѣтилась необходимость сравненія наблюдавшихся при этомъ явленій съ тѣмъ, что при тѣхъ же условіяхъ происходитъ въ различныхъ спеціальныхъ видахъ соединительной ткани, напр., въ лимфоидной, міэлоидной и т. д., то въ дальнѣйшемъ частью затронуты и результаты, касающіеся послѣднихъ. Однако, на нихъ слѣдуетъ смотрѣть здѣсь только какъ на предварительныя данныя. Подробное изложеніе явленій, относящихся къ лимфоидной и міэлоидной тканямъ, къ серознымъ оболочкамъ и т. д. ляжетъ въ основу послѣдующихъ работъ.

II. Матеріалъ и методы изслѣдованія.

Матеріаломъ для настоящаго изслѣдованія служили взрослые, но по возможности молодые кролики. Эти животныя благопріятны (напр., въ сравненіи съ морскими свинками) особенно потому, что плазма крови ихъ свертывается очень медленно.

О техникѣ приготовленія самихъ культуръ я не буду распространяться особенно подробно. Она въ основѣ, конечно, соотвѣтствовала столь часто и столь многими описывавшейся Каррелевской

техникѣ (см. Carrel 7, 10, 11, Drew 28 и др.). Но понятно само собою, что при такого рода работѣ каждый изслѣдователь, примѣняясь къ окружающей обстановкѣ, всегда самъ поневолѣ создаетъ множество болѣе или менѣе существенныхъ видоизмѣненій того или другого пріема, которыя весьма важны для успѣха дѣла, но описаніе которыхъ представляется совершенно невозможнымъ.

Каждый опытъ всегда начинался съ полученія питательной среды, каковою служила плазма крови, взятая отъ того же самаго животнаго (аутогенная) или отъ другого кролика (гомогенная). Кровь добывалась всегда изъ сонной артеріи, причемъ я пользовался предложеннымъ Е. Лондономъ кровепріемникомъ (Шеремецинская и Миронова 66). Само собою понятно, что канюля, соединительная трубка и самъ пріемникъ предварительно тщательно промасливались или парафинировались, что пріемникъ помѣщался въ сосудъ со льдомъ, что всѣ инструменты и приборы стерилизовались и т. д. Кровепріемникъ съ кровью тотчасъ переносился въ наполненный льдомъ стаканчикъ довольно большой электрической центрифуги и кровь центрифугировалась при 3500 оборотахъ 3—4 минуты. Прозрачная плазма отсасывалась особой вздутой парафинированной пипеткой, помѣщалась въ новый маленькій парафинированный пріемникъ съ притертой крышкой и сохранялась до употребленія при температурѣ тающаго льда.

Такъ какъ Carrel, а за нимъ и многіе другіе авторы указывали на то, что ростъ in vitro болѣе пышенъ, если плазма слегка гипотонична, и такъ какъ при послѣдующихъ, довольно кропотливыхъ манипуляціяхъ неизбѣжно происходитъ сгущеніе плазмы вслѣдствіе испаренія, то къ плазмѣ до ея примѣненія обыкновенно прибавлялась стерильная дестиллированная вода, въ количествѣ приблизительно одной трети объема воды на двѣ трети объема плазмы.

Изъ тканей, предназначенныхъ для посѣва, въ совершенно свѣжемъ, живомъ ихъ состояніи стерильно вырѣзывались небольшіе кусочки, помѣщались въ теплую Рингеровскую жидкость и здѣсь окончательно размельчались тонкими ножницами на мельчайшія частицы, діаметромъ для лимфатическихъ узловъ, костнаго мозга и т. под. органовъ въ $^1/_4$—$^1/_3$ миллим., для рыхлой же соединительной ткани (подкожной или межмышечной клѣтчатки изъ брюшной стѣнки кролика) нѣсколько бо́льшаго размѣра.

Въ качествѣ влажной камеры служили большія и очень толстыя объектныя стекла съ глубокой выемкой діаметромъ въ 35 миллим.; они помѣщались поодиночкѣ въ чашки Petri, стерилизовались и края углубленія обводились стерильнымъ вазелиномъ.

На поверхность большого покровнаго стекла (40×40 миллим.), помѣщеннаго рядомъ съ объектнымъ въ той же чашкѣ Petri, наносилась капля плазмы достаточной величины, а затѣмъ въ эту каплю тотчасъ же переносился изъ Рингеровской жидкости на тонкомъ шпателѣ или просто на иголкѣ предназначенный для культуры кусочекъ. Если это былъ кусочекъ рыхлой соединительной ткани, то онъ

всегда еще слегка расправлялся стеклянными иголками въ каплѣ плазмы, чтобы слой ткани былъ по возможности тонокъ и доступенъ для прижизненнаго наблюденія.

Когда капля плазмы черезъ нѣсколько минутъ свернулась, покровное стекло перевертывается, накладывается на обведенный вазелиномъ край углубленія на объектномъ стеклѣ, обмазывается еще расплавленнымъ парафиномъ и чашка Petri съ такой влажной камерой ставится въ термостатъ при 38°. Получаются, слѣдовательно, культуры въ т. н. висячей каплѣ.

Само собою понятно, что въ теченіе всѣхъ этихъ манипуляцій также нужно соблюдать строжайшую асептику и притомъ по возможности быстро работать. При нѣкоторомъ навыкѣ и наличности хорошо дисциплинированныхъ помощниковъ (не менѣе двухъ) работа эта не представляетъ особыхъ трудностей; даже въ нашемъ старомъ Анатомическомъ Институтѣ, представляющемъ вѣроятно наиболѣе неблагопріятную для такихъ опытовъ обстановку, какую только можно себѣ представить, мнѣ при многихъ сотняхъ культуръ почти никогда не приходилось наблюдать бактеріальнаго или плѣсневого загрязненія, и изъ посѣянныхъ культуръ успѣшное развитіе констатировалось неизмѣнно въ почти 100%.

Если желательно продлить жизнь ткани внѣ организма, то, по примѣру Carrel и другихъ, слѣдуетъ пересѣивать ее на новую среду, въ новую влажную камеру. Такъ какъ я въ настоящей работѣ имѣлъ дѣло съ тканями взрослыхъ животныхъ, сравнительно медленно растущими, то мнѣ приходилось дѣлать пересѣвы обыкновенно на 5 или даже на 6 день.

Сперва приготовляется обычнымъ путемъ кровяная плазма. Покровное стекло культуры снимается, перевертывается и тонкими ланцетовидными иглами изъ студенистой массы капли плазмы вырѣзывается либо вся ткань, либо только одна какая нибудь ея часть, напр. новообразованная, растущая зона и перекладывается въ заранѣе приготовленную теплую Рингеровскую жидкость. Здѣсь кусочки, если нужно, разрѣзаются на болѣе мелкія частицы и послѣ такой „ванны", длящейся $^1/_4$—$^1/_2$ часа или меньше, вновь засѣиваются обычнымъ путемъ въ новыя камеры, въ такія же капли плазмы, какъ прежде.

Повторяя такіе пересѣвы, мнѣ удалось получить изъ нѣсколькихъ первоначальныхъ культуръ рыхлой соединительной ткани взрослаго кролика очень большое количество новыхъ культуръ, перенесшихъ частью до 12 пересадокъ и достигшихъ возраста 63 дней; существованіе этихъ культуръ прекратилось только потому, что я долженъ былъ въ то время прервать работу.

Въ послѣднее время, какъ извѣстно, для изученія соединительной ткани и крови часто примѣнялась прижизненная окраска всего организма трипановой или изаминовой синькой (Чашинъ 68). Вполнѣ естественно было примѣнить этотъ способъ и для культуры тканей и это, дѣйствительно, и было уже сдѣлано Hofmann (40). Я также неоднократно сѣялъ кусочки тканей въ синюю плазму. Она полу-

чалась такимъ образомъ, что непосредственно передъ добываніемъ крови кролику въ вену уха впрыскивалось достаточное количество раствора трипановой синьки. Несмотря на то, что ткани росли въ синей плазмѣ такъ же хорошо, какъ въ нормальной и что опредѣленные виды элементовъ (именно блуждающія клѣтки въ покоѣ, см. ниже) очень рѣзко окрашивались, этотъ способъ пока для моихъ цѣлей особыхъ результатовъ не далъ, такъ какъ такія культуры пригодны собственно только для изслѣдованія въ свѣжемъ состояніи; фиксація формалиномъ, обыкновенно примѣнявшаяся для окрашенныхъ при жизни тканей, въ примѣненіи къ культурамъ даетъ очень неблагопріятные результаты въ смыслѣ сохраненія клѣточныхъ структуръ и отчетливости гистологической картины и кромѣ того культуры не могутъ быть разрѣзаны на замораживающемъ микротомѣ. Другіе же фиксаторы почти всегда болѣе или менѣе сильно обезцвѣчиваютъ ткань.

Для наблюденія культуръ въ живомъ состояніи надо пользоваться термостатомъ Nuttal, вмѣщающимъ въ себя микроскопъ и снабженнымъ съ одной стороны прозрачной стѣнкой. Пользуясь сухимъ апохроматомъ въ 8 миллим. Zeiss и сильнымъ компенсаціоннымъ окуляромъ, удается шагъ за шагомъ слѣдить за движеніемъ и разростаніемъ клѣточныхъ элементовъ въ висячей каплѣ плазмы. Уже при этомъ въ нихъ можно видѣть множество интересныхъ деталей, какъ это и отмѣчается всѣми авторами. Между прочимъ постоянно удается наблюдать въ большомъ количествѣ превосходныя картины каріокинеза въ различныхъ клѣткахъ, распластанныхъ на нижней поверхности покровнаго стекла.

Переходя къ описанію примѣнявшихся мною гистологическихъ методовъ изслѣдованія тканевыхъ культуръ, я долженъ замѣтить, что цѣлесообразная гистологическая техника здѣсь имѣетъ еще несравненно больше значенія, чѣмъ обычно. Можно безъ преувеличенія сказать, что гораздно легче получить хорошо растущую культуру какой нибудь ткани, чѣмъ получить хорошій, удовлетворительно фиксированный и окрашенный гистологическій препаратъ этой культуры, и что ничего нѣтъ легче, какъ совершенно испортить и разрушить при фиксаціи или заливкѣ цѣнную культуру. Если, какъ явствуетъ изъ вышеприведеннаго литературнаго обзора, въ наукѣ до сихъ поръ имѣется такъ мало достовѣрныхъ гистологическихъ данныхъ о тканевыхъ культурахъ, то это въ значительной мѣрѣ и зависитъ именно отъ того, что всѣми безъ исключенія авторами примѣнялись совершенно негодные методы фиксаціи и окраски. Срѣзы изъ фиксированныхъ культуръ вообще приготовлялись лишь единичными авторами (напр. Congdon 24); между тѣмъ, только на нихъ можно съ достовѣрностью различать отдѣльныя клѣточныя формы и прослѣдить ихъ превращенія. Въ виду важности гистологической техники въ данномъ случаѣ, я приведу ее нѣсколько подробнѣе, чтобы по возможности освободить будущихъ изслѣдователей отъ тѣхъ многочисленныхъ неудачъ, которыя вначалѣ пришлось испытать мнѣ.

Съ предназначенныхъ для фиксаціи культуръ, послѣ очистки отъ параффина и вазелина, сперва снимается покровное стекло, а затѣмъ послѣднее, вмѣстѣ съ находящейся на немъ висячей каплей, опускается въ фиксирующую жидкость. Если послѣдняя представляетъ собою водный растворъ, то удобнѣе всего положить стекло каплей внизъ на поверхность жидкости и оставить его плавать.

Для фиксаціи культуръ, предназначенныхъ не для рѣзанья, а для изслѣдованія in toto, единственнымъ пригоднымъ средствомъ является жидкость Carnoy—Alcohol absol. 6 част., Chloroformium 3 част., Ac. acet. glac. 1 часть (C). Фиксація продолжается 10—15 минутъ, затѣмъ стекло съ культурой переводится въ 96°, 75° алкоголь, въ воду, а затѣмъ въ слабый растворъ Delafield'овскаго гематоксилина (H) въ водѣ, гдѣ и оставляется плавать на поверхности, культурой внизъ, на 24 часа. Послѣ этого слѣдуетъ промывка въ дестиллированной водѣ въ теченіе 24 часовъ, слабая дополнительная подкраска эозиномъ (Eos) и заключеніе въ бальзамъ. Обработанныя такимъ образомъ культуры даже въ случаѣ толстой капли и густой массы клѣтокъ оказываются достаточно прозрачными и допускаютъ изслѣдованіе съ иммерзіонной системой. Однако, какихъ либо цитологическихъ наблюденій на такихъ консервированныхъ in toto культурахъ, все-таки произвести не удается, и структурныя различія между отдѣльными клѣточными формами часто оказываются сглаженными.

Иногда, особенно въ случаѣ очень тонкаго слоя ткани, развившейся въ культурѣ, хорошіе результаты при обработкѣ in toto даетъ и Ценкеровская жидкость (съ уксусной кислотой) (Z), съ послѣдующей окраской гематоксилинъ-эозиномъ (HEos) (рис. 1).

Для фиксаціи культуръ, предназначенныхъ для рѣзанья, я примѣняю два способа—Zenker-Formol, оказавшій мнѣ столько цѣнныхъ услугъ уже въ моихъ прежнихъ изслѣдованіяхъ (Максимовъ, 63) и методъ Champy (16); послѣдній служитъ спеціально для демонстраціи хондріозомъ и жировыхъ включеній въ клѣткахъ.

Въ Zenker-Formol (ZF) я фиксирую культуры въ теченіе 15—20 минутъ; затѣмъ стекла съ культурами оставляются плавающими на часто мѣняемой дестиллированной водѣ въ теченіе 24 часовъ, а послѣ этого они переводятся черезъ спирты возрастающей крѣпости съ іодомъ до 96° спирта. Такъ какъ фиксированный объектъ здѣсь очень малъ и тонокъ, то этотъ переносъ можетъ идти очень быстро, въ общемъ, напр., занимая не болѣе 3 часовъ.

Въ жидкости Champy (Ch) (1% раств. Ac. chrom. въ водѣ 7 част., 3% раств. Kal. bichromic. въ водѣ 7 част., 2% раств. Ac. osmic. 4 част.) культуры остаются 24 часа; послѣ быстраго ополаскиванья въ дестиллированной водѣ стекла переносятся въ смѣсь изъ 1 части Acet. pyroligns. rectif. и 2 частей 1% раств. Ac. chrom. въ водѣ на 24 часа. Затѣмъ слѣдуетъ промывка въ дестиллированной водѣ въ теченіе 1/2 часа и перемѣщеніе въ 3% раств. Kal. bichrom. на 3 дня. Послѣ этого слѣдуетъ въ теченіе 24 часовъ промывка во много разъ мѣняемой дестиллированной водѣ, а затѣмъ возрастающей крѣпости спирта до 96°.

Для заливки культуръ я пользуюсь исключительно целлоидиномъ. Парафинъ является здѣсь еще менѣе пригоднымъ, чѣмъ въ какомъ либо другомъ случаѣ. Висячая капля плазмы съ заключенной въ ней тканью въ 96° спирту представляется довольно плотной массой, имѣющей форму очень тонкаго и плоскаго шарового сегмента. Острой тонкой бритвой, смоченной спиртомъ, ее срѣзаютъ со стекла; при нѣкоторомъ навыкѣ это удается сдѣлать такъ чисто, что на стеклѣ не остается ни одной клѣтки. Затѣмъ ставшая свободной тонкая пластинка переносится въ абсолютный алкоголь (на 24 часа) и далѣе въ целлоидинъ посредствомъ тонкаго шпателя и кисточки.

Залитыя въ целлоидинъ культуры я рѣзалъ почти всегда параллельно поверхности плоской капли; приготовлялись всегда непрерывныя серіи срѣзовъ; для рыхлой соединительной ткани подходящей толщиной является 8 μ, для лимфатическихъ узловъ не слѣдуетъ рѣзать толще 6 — 7 μ; этой же толщины должны быть и срѣзы фиксированныхъ Ch объектовъ.

Иногда, для культуръ рыхлой соединительной ткани первыхъ 2—3 дней развитія, я съ успѣхомъ примѣнялъ еще слѣдующій способъ. Послѣ вскрытія влажной камеры кусочекъ ткани вынимается изъ плазмы, растягивается иголками на поверхности чистаго покровнаго стекла и фиксируется въ ZF. Для болѣе позднихъ стадій этотъ способъ не примѣнимъ, такъ какъ многочисленныя новообразованныя клѣтки при этомъ разрушаются и, кромѣ того, совершенно нарушаются топографическія соотношенія между предсуществующими и новообразованными элементами.

Для окраски фиксированныхъ ZF объектовъ я примѣнялъ, какъ и въ прежнихъ моихъ изслѣдованіяхъ, Eosin-Azur (EAz) (Максимовъ, 63) или желѣзный гематоксилинъ (Eh). Препараты, фиксированные Ch, красились по Куллю (47) (K).

Для нахожденія жира въ культурахъ онѣ фиксировались 4% формалиномъ (F) и in toto окрашивались Scharlach (S) или Nilblausulfat (Nbl).

III. Культуры обыкновенной рыхлой неоформленной соединительной ткани.

1. Общія данныя. Описаніе живыхъ и фиксированныхъ препаратовъ in toto.

Прежде, чѣмъ перейти къ детальному, возможному только на срѣзахъ изученію превращеній, претерпѣваемыхъ различными клѣточными элементами рыхлой соединительной ткани in vitro, слѣдуетъ сперва описать то, что

удается видѣть при изслѣдованіи культуры in toto, какъ въ живомъ состояніи, такъ и послѣ фиксаціи и окраски висячей капли. Вполнѣ точное представленіе о топографіи отдѣльныхъ частей культуры дается, конечно, преимущественно изученіемъ именно такихъ препаратовъ, такъ какъ отдѣленныя отъ стекла культуры почти всегда нѣсколько коробятся, тканевый слой поэтому становится иногда слегка волнистымъ и неровнымъ и не всегда точно попадаетъ въ плоскость срѣза.

Непосредственно вслѣдъ за помѣщеніемъ кусочка рыхлой ткани въ каплю плазмы и свертываньемъ послѣдней микроскопическая картина не представляетъ ничего новаго. Ясно различаются волнообразно извитые, войлокообразно перепутанные коллагеновые пучки, а также эластическія волокна. Тотчасъ бросаются въ глаза группы блестящихъ жировыхъ клѣтокъ и болѣе или менѣе наполненные кровью сосуды, если они попали въ кусочекъ. Въ болѣе тонкихъ и прозрачныхъ мѣстахъ послѣдняго удается кромѣ того уже при жизни различить, во-первыхъ, фибробласты съ еле замѣтнымъ контуромъ протоплазмы, почти совершенно прозрачной и гомогенной и съ правильно овальнымъ, свѣтлымъ ядромъ съ его типичными ядрышками, и, во-вторыхъ, собранныя группами, рѣзко очерченныя, угловатыя, кругловатыя или веретенообразныя блуждающія клѣтки въ покоѣ, съ болѣе темной, часто снабженной нѣсколькими желтоватыми зернышками протоплазмой. Послѣ СН всѣ эти элементы выступаютъ еще рѣзче. Такъ какъ ткань здѣсь не растянута, а болѣе или менѣе съежилась и сократилась, то фибробласты обычно являются не такими большими, тонкими пластинками, какъ онѣ были мною (Максимовъ 58) описаны для ткани, фиксированной in situ, а болѣе компактными, обыкновенно звѣздообразными тѣлами.

Большинство приведенныхъ выше авторовъ говоритъ объ особомъ „латентномъ“ періодѣ, который будто бы наблюдается послѣ приготовленія культуры и длится до первыхъ признаковъ роста. Я не нахожу достаточныхъ основаній для этого. Явленія размноженія, разумѣется, не могутъ начаться сразу; но вообще всѣ описанныя ниже

измѣненія, претерпѣваемыя различными клѣточными элементами, начинаются тотчасъ, непосредственно вслѣдъ за приготовленіемъ культуры. Понятно, конечно, что если ограничиваться наблюденіемъ культуръ in toto, да еще при слабыхъ увеличеніяхъ, то первымъ замѣтнымъ явленіемъ будетъ выростаніе клѣтокъ за край пересаженнаго кусочка въ плазму, а это, разумѣется, можетъ наступить только спустя довольно большой промежутокъ времени.

Черезъ 24 часа внѣ посаженнаго кусочка въ плазмѣ еще не видно никакихъ элементовъ, за исключеніемъ развѣ отдѣльныхъ мелкихъ амебоидныхъ клѣтокъ съ характеромъ лимфоцитовъ. Внутри самого кусочка иногда уже удается уловить кое какія измѣненія, именно со стороны блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ, которыя округляются, увеличиваются въ размѣрахъ и, повидимому, становятся все рѣзче и рѣзче зернистыми.

Въ противоположность различнымъ другимъ, болѣе компактнымъ тканямъ, рыхлая соединительная ткань никогда почти не подвергается некрозу даже въ центральныхъ частяхъ и даже въ сравнительно большихъ кусочкахъ. Это и понятно, такъ какъ при помѣщеніи въ еще не свернувшуюся плазму она очевидно очень быстро пропитывается питательной жидкостью, которая и въ дальнѣйшемъ навѣрное продолжаетъ сравнительно свободно диффундировать сквозь широкія щели между коллагеновыми пучками.

Черезъ 48 часовъ какъ въ живомъ, такъ и въ фиксированномъ С и окрашенномъ Н препаратѣ удается уже замѣтить, что во многихъ мѣстахъ на периферіи кусочка въ окружающую плазму начинаютъ высовываться тонкіе, прозрачные, остроконечные протоплазматическіе отростки. Они выдвигаются все дальше и дальше, чаще всего въ радіальномъ направленіи, образуютъ такія же вѣтви, и тогда становится яснымъ, что они принадлежатъ длиннымъ, веретенообразнымъ или звѣздчатымъ, отростчатымъ клѣткамъ, постепенно выходящимъ изъ промежутковъ между коллагеновыми волокнами въ плазму. Амебоидныхъ псевдоподій эти элементы никогда не образуютъ—они лишь скользятъ, не измѣняя замѣтнымъ образомъ очертаній

своихъ копьевидныхъ продолженій, и этимъ сразу рѣзко отличаются отъ настоящихъ, сравнительно быстро движущихся амебоидныхъ элементовъ.

Къ концу вторыхъ сутокъ во многихъ мѣстахъ уже выползаютъ въ плазму и быстро продвигаются впередъ и настоящія амебоидныя клѣтки. Число ихъ въ культурахъ рыхлой соединительной ткани обыкновенно, особенно въ первые 2 дня, очень невелико, хотя и колеблется весьма значительно. Ихъ особенно много въ тѣхъ случаяхъ и около тѣхъ мѣстъ, гдѣ въ культуру попали куски сосудовъ или нервныхъ стволиковъ или островки жировыхъ клѣтокъ.

Черезъ 3 дня край пересаженнаго кусочка сталъ уже неузнаваемъ—онъ всюду усаженъ далеко вдвигающимися въ плазму, большими, веретенообразными, вѣтвистыми, звѣздчатыми клѣтками съ длинными, копьевидными или даже нитевидными, часто похожими на нити мицелія отростками, иногда усаженными по краямъ маленькими нѣжными зубчиками (см. ниже), но всегда лишенными псевдоподій. Получается впечатлѣніе маленькихъ вѣтвистыхъ деревьевъ или растущей травы. Протоплазма этихъ элементовъ вначалѣ совершенно прозрачна, но затѣмъ въ ней начинаютъ накопляться во все большемъ и большемъ количествѣ блестящія зерна, оказывающіяся при соотвѣтственной провѣркѣ капельками жира, оставляющими на СН-препаратахъ свѣтлыя вакуоли. Ядра ихъ овальны и снабжены явственными ядрышками. Въ описанныхъ элементахъ въ живомъ состояніи очень часто удается съ чрезвычайной ясностью шагъ за шагомъ прослѣдить процессъ каріокинеза. Послѣ СН въ нихъ видны типичные митозы.

Что касается амебоидныхъ клѣтокъ, то онѣ также дѣлятся митотически, но несравненно рѣже, чѣмъ отростчатыя клѣтки, и число ихъ въ большинствѣ случаевъ остается относительно небольшимъ, хотя часто попадаются, какъ сказано, ограниченныя мѣста, гдѣ онѣ собраны въ большемъ количествѣ.

Четвертый, пятый и шестой дни можно считать періодомъ расцвѣта культуры. Эксплантированный кусочекъ окруженъ со всѣхъ сторонъ болѣе или менѣе широкимъ

поясомъ новообразованной ткани, очень густой у его краевъ, постепенно разрыхляющейся къ периферіи и всегда въ общемъ сохраняющей радіальное расположеніе своихъ составныхъ частей (рис. 1). Мы въ ней и теперь уже при жизни сразу и безъ труда различаемъ двѣ главныя, рѣзко отграниченныя, типичныя клѣточныя формы—тѣ самыя, первое появленіе которыхъ я только что описалъ и которыя отмѣчались и разными авторами.

Первая форма (рис. 1, f), составляющая въ культурахъ рыхлой соединительной ткани большинство всѣхъ наличныхъ элементовъ, представляетъ собою большія, вытянутыя, въ простѣйшемъ случаѣ веретенообразныя клѣтки, съ большими, свѣтлыми, овальными ядрами. Онѣ энергично размножаются путемъ каріокинеза (f') и все дальше и дальше распространяются въ питательную среду, образуя въ своей совокупности поясъ новообразованной ткани. Въ зависимости отъ того, въ какихъ именно мѣстахъ культуры онѣ располагаются, клѣтки могутъ представлять нѣсколько различную внѣшнюю форму и различныя взаимныя отношенія—въ результатѣ получается довольно типичное и постоянное распредѣленіе тканевыхъ элементовъ въ культурѣ, уже отмѣченное нѣкоторыми авторами, напр., Congdon (24), Champy (20) и другими и легко констатируемое, если вращать микрометрическій винтъ и устанавливать фокусъ объектива на различные уровни висячей капли.

Въ самой толщѣ капли отростчатыя клѣтки, выходящія изъ эксплантированнаго кусочка, сохраняютъ свою типичную, тонкую, веретенообразную форму или становятся звѣздчатыми, развивая иногда очень много вѣтвистыхъ, тонкихъ, цилиндрическихъ отростковъ, пробѣгающихъ во всѣхъ направленіяхъ пространства. Онѣ могутъ располагаться совершенно изолированно, особенно въ наружныхъ частяхъ новообразованнаго пояса, гдѣ онѣ продолжаютъ продвигаться впередъ со своими радіально направленными копьевидными отростками; но въ большинствѣ онѣ сплетаются другъ съ другомъ въ видѣ неправильной сѣти, по направленію къ периферіи болѣе рыхлой, по направленію къ центру, на границѣ съ эксплантированнымъ кусочкомъ, болѣе густой.

На нижней поверхности покровнаго стекла тѣ же самые элементы, тѣсно прилегая къ послѣднему, сильно уплощаются и принимаютъ форму большихъ, вытянутыхъ, звѣздчатыхъ, треугольныхъ или иногда даже совершенно неясно очерченныхъ пластинокъ (рис. 1). Этотъ тонкій слой плоскихъ элементовъ на стеклѣ и представляетъ собою наилучшій объектъ для прижизненнаго наблюденія, особенно въ моментъ дѣленія. На периферіи новообразованнаго тканевого пояса этотъ слой вытягивается въ радіальные выступы, состоящіе изъ клѣтокъ въ формѣ длинныхъ, ромбическихъ, тѣсно сплоченныхъ другъ съ другомъ фигуръ.

Такой же слой плоскихъ клѣтокъ, хотя и рѣже, можетъ, наконецъ, развиться и на нижней поверхности самой висячей капли.

Вторая клѣточная форма въ обильно разросшейся культурѣ также сохраняетъ свой первоначальный характеръ—это круглыя, рѣзко подвижныя, снабженныя псевдоподіями, блуждающія клѣтки (рис. 1, m). Онѣ обыкновенно разсѣяны поодиночкѣ среди клѣтокъ перваго рода и часто заползаютъ очень далеко въ окружающую плазму. Въ культурахъ обыкновенной рыхлой соединительной ткани ихъ число очень непостоянно, но всегда значительно меньше числа клѣтокъ перваго типа; соотвѣтственно этому и митозы въ нихъ встрѣчаются рѣже. Въ культурахъ, взятыхъ отъ очень молодыхъ животныхъ, число ихъ, повидимому, больше.

Во многихъ, хотя и не во всѣхъ культурахъ рыхлой соединительной ткани, послѣ фиксаціи in toto C и окраски H, удается замѣтить разростаніе кровеносныхъ сосудовъ. Попавшіе въ культуру предсуществовавшіе въ ткани отрѣзки послѣднихъ неправильно вздуваются и перешнуровываются и въ нихъ часто замѣтны нормальныя или уже распадающіяся красныя тѣльца (рис. 1, v). Во многихъ мѣстахъ эндотелій стѣнки образуютъ типичные острые полые выступы, сосудистые отростки или почки, совершенно такъ же, какъ это, напр., происходитъ при воспаленіи (v'). Отпрыски всегда направлены въ сторону питательной среды, т. е. радіально.

На седьмой день, иногда уже и раньше, прогрессивное развитіе культуръ останавливается и затѣмъ начинаются и быстро усиливаются регрессивныя измѣненія. Размноженіе клѣтокъ прекращается, онѣ всѣ пронизываются очень большимъ количествомъ жировыхъ капелекъ, большею частью неправильно округляются и, наконецъ, умираютъ.

Предпринятые мною для продолженія жизни культуръ рыхлой соединительной ткани пересѣвы имѣли вполнѣ удовлетворительный успѣхъ. Здѣсь, однако, наблюдалась большая неравномѣрность результатовъ и уже не получалось 100% удачи, какъ при первичныхъ посѣвахъ, а иногда удавалась лишь часть новыхъ культуръ. Зависитъ это отъ очень многихъ, часто чисто случайныхъ, не всегда легко опредѣлимыхъ причинъ. Инфекція микроорганизмами занимаетъ среди нихъ самое послѣднее мѣсто. Главное же значеніе имѣютъ, повидимому, свойства стараго фибрина, попадающаго вмѣстѣ съ тканью изъ старой культуры въ новую. Фибринъ этотъ при разрѣзаніи и промываніи культуры въ Рингеровской жидкости сильно сокращается, съеживается и превращается въ очень плотную, мелкозернистую массу (рис. 2, р). Для того, чтобы пересаженныя клѣтки въ новой питательной средѣ могли вновь успѣшно развиваться, необходимо, чтобы онѣ имѣли свободный доступъ къ новой плазмѣ; если же онѣ остаются тѣсно заключенными въ старомъ фибринѣ, то, оставаясь долго живыми, онѣ все-таки не въ состояніи преодолѣть препятствій и выбраться въ новую плазму и поэтому не размножаются. Ясно, что при разрѣзаніи старой культуры на части, совершенно невозможно по желанію освободить всѣ живыя клѣтки отъ стараго фибрина и результатъ манипуляціи зависитъ всецѣло отъ случайностей. Во всякомъ случаѣ постоянно удается наблюдать, что въ новыхъ культурахъ развитіе и размноженіе клѣтокъ всегда начинается раньше всего на краяхъ, сдѣланныхъ ножницами въ слоѣ стараго фибрина разрѣзовъ—изъ этихъ мѣстъ, гдѣ клѣтки, очевидно, сразу приходятъ въ соприкосновеніе съ новой питательной средой, онѣ лучеобразно разростаются во всѣ стороны, тогда какъ такія же точно клѣтки, лежащія въ

нетронутыхъ разрѣзомъ участкахъ прежней культуры, въ неправильной формы полостяхъ и щеляхъ среди плотнаго стараго фибрина, часто остаются инертными (рис. 2).

Такъ какъ при каждомъ пересѣвѣ старая культура обыкновенно разрѣзалась на нѣсколько частей, то, несмотря на изложенныя неблагопріятныя условія, въ большинствѣ моихъ опытовъ все-таки удавалось сохранить жизнь соединительной ткани въ цѣломъ рядѣ поколѣній и даже постепенно получить изъ одной первоначальной культуры большое количество новыхъ, общая масса новообразованной ткани въ которыхъ, несомнѣнно, значительно превосходила массу ткани въ первой. Особенно удаченъ былъ одинъ, уже упомянутый выше, случай, гдѣ изъ культуры рыхлой соединительной ткани взрослаго кролика удалось получить въ теченіе 63 дней при 12 пересѣвахъ очень большое количество новыхъ культуръ. Послѣдняя серія полученныхъ при этомъ культуръ была еще вполнѣ жизнеспособна и опытъ не былъ продолженъ изъ-за чисто случайныхъ причинъ, такъ какъ пришлось вообще прервать работу въ лабораторіи. Надо замѣтить, что ткань при этомъ до послѣдняго пересѣва все время росла въ обыкновенной, слегка гипотонической плазмѣ. Между тѣмъ, по наблюденіямъ Carrel (12) и Walton (70), даже для постояннаго роста зародышевой ткани чистая плазма недостаточна, а требуется прибавка къ ней различныхъ тканевыхъ экстрактовъ. Весьма вѣроятно поэтому, что если бы въ моемъ опытѣ ткань взрослаго животнаго пересаживалась тоже въ плазму съ прибавленіемъ означенныхъ экстрактовъ, то она росла бы еще энергичнѣе.

Хотя срокъ въ 63 дня, конечно, и ничтоженъ въ сравненіи съ 28 мѣсяцами, до которыхъ довели жизнь зародышевой соединительной ткани курицы in vitro Carrel (8, 14) и Ebeling (29), мы все-таки, на основаніи только что изложеннаго, имѣемъ право съ извѣстной вѣроятностью предположить, что неопредѣленно долго растущую внѣ организма „безсмертную“ соединительную ткань можно получить не только отъ зародыша птицы, но даже и отъ взрослаго млекопитающаго. Если это такъ, то очевидно, что по крайней мѣрѣ нѣкоторые элементы тѣла послѣдняго

сохраняютъ въ себѣ въ латентномъ состояніи способность къ безграничному росту и размноженію, которая, если задерживающіе моменты устранены, и проявляется при подходящихъ внѣшнихъ условіяхъ.

Carrel и другіе авторы отмѣчали, что при постоянно повторяемыхъ въ теченіе долгаго времени пересѣвахъ культуръ соединительной ткани (происходившихъ отъ куринаго зародыша) все время сохранялись описанные выше два клѣточныхъ типа, т. е. длинные отростчатые элементы и амебоидныя, блуждающія клѣтки. Какъ упомянуто выше, Carrel удавалось даже путемъ изоляціи получать чистыя культуры тѣхъ и другихъ (9).

Въ моихъ опытахъ съ культурами соединительной ткани взрослаго млекопитающаго результатъ получился нѣсколько иной. Какъ сказано, относительное количество блуждающихъ элементовъ здѣсь вообще невелико. Въ новыхъ культурахъ, полученныхъ послѣ перваго пересѣва, обыкновенно еще сохранялись обѣ клѣточныя формы — амебоидныя клѣтки выползали здѣсь въ плазму уже въ теченіе первыхъ же часовъ послѣ пересѣва, а вслѣдъ за ними, къ концу перваго дня, выростали въ радіальномъ направленіи и веретенообразные элементы. Но количество блуждающихъ клѣтокъ всегда было уже явственно уменьшено по сравненію съ первой культурой. При дальнѣйшихъ пересѣвахъ количество ихъ быстро уменьшалось еще болѣе и, наконецъ, онѣ совершенно исчезали, иногда уже послѣ второго пересѣва. Остаются послѣ этого и дальше растутъ однѣ только отростчатыя клѣтки, и онѣ то въ чистой культурѣ и составляютъ описанную выше постоянную или „безсмертную“ ткань in vitro (рис. 2).

Уже въ живыхъ или фиксированныхъ in toto пересѣянныхъ культурахъ можно замѣтить, что элементы эти имѣютъ весьма однообразный характеръ, какъ въ смыслѣ внѣшней формы, такъ и въ смыслѣ внутренняго строенія. Они обычно начинаютъ выростать въ новую плазму изъ пересѣяннаго кусочка уже черезъ 6—10 часовъ; они еще крупнѣе, чѣмъ въ первой культурѣ, и, вмѣсто сложныхъ звѣздчатыхъ фигуръ съ длинными вѣтвистыми продолженіями, имѣютъ теперь нѣсколько болѣе простую форму въ

видѣ веретенъ, длинныхъ копьевидныхъ или плоскихъ, треугольныхъ, ромбическихъ, крыловидныхъ или рѣже довольно толстыхъ угловатыхъ или кругловатыхъ тѣлъ, поодиночкѣ или тѣсно сплоченными полюсками и колонками иррадіирующихъ въ плазму. Во время каріокинеза эти гипертрофированные фибробласты принимаютъ еще болѣе компактную форму (рис. 2, x).

Тогда какъ Carrel и другіе авторы при культивированьи зародышевой ткани съ дальнѣйшими пересѣвами замѣчали, что сперва, при первыхъ пересѣвахъ, энергія роста повышалась, а затѣмъ опять падала, я въ моихъ опытахъ со взрослой тканью такихъ колебаній не замѣчалъ. Энергія роста, повидимому, была довольно постоянна.

Располагаясь въ большомъ количествѣ на поверхности стекла, описанныя отростчатыя клѣтки сильно уплощаются и утончаются, иногда принимая угловатую форму и часто достигая колоссальныхъ размѣровъ. Границы ихъ при этомъ нерѣдко становятся очень неясными, такъ что получается впечатлѣніе сплошного протоплазматическаго слоя съ разсѣянными въ немъ большими, правильно овальными ядрами. Такіе же тонкіе слои большихъ плоскихъ клѣтокъ могутъ разростаться на далекія разстоянія и по нижней поверхности висячей капли. Что касается описаннаго ниже внутренняго строенія этихъ клѣтокъ, то въ живомъ состояніи онѣ всегда оказываются наполненными множествомъ крупныхъ, блестящихъ капель или зернышекъ; послѣ СН вмѣсто послѣднихъ обыкновенно видны только вакуоли, обусловливающія пѣнистое строеніе протоплазмы.

2. Измѣненія, претерпѣваемыя различными клѣточными элементами рыхлой соединительной ткани при культивированьи внѣ организма.

a. Фибробласты.

Измѣненія въ этихъ клѣткахъ начинаются тотчасъ по приготовленіи культуры. Въ этомъ легко убѣдиться, если изслѣдовать эксплантированные кусочки рыхлой ткани на срѣзахъ (или на расщипанныхъ на стеклѣ препаратахъ)

черезъ короткіе промежутки времени, напр., черезъ каждые 3—4 часа. Измѣненія сперва захватываютъ всѣ безъ исключенія фибробласты эксплантированнаго кусочка и для всѣхъ одинаковы. Но въ дальнѣйшемъ клѣтки, лежащія у свободной (нижней) поверхности кусочка и особенно у его краевъ, значительно опережаютъ въ своемъ развитіи тѣ, которыя остаются лежать въ болѣе глубокихъ частяхъ, и тогда между тѣми и другими часто получается замѣтная разница во внутренней структурѣ.

Уже въ первые 12 часовъ замѣчается нѣкоторое сокращеніе тонкаго и плоскаго клѣточнаго тѣла и утолщеніе его отростковъ. Къ концу первыхъ сутокъ фибробласты явственно набухаютъ, увеличиваются въ объемѣ, и въ нихъ начинается процессъ каріокинетическаго дѣленія, дающій типичныя, уже давно описанныя мною картины (рис. 3, f', 7, f'). На время дѣленія отростки втягиваются, превращаясь въ короткіе и тонкіе зубцы.

Въ теченіе второго дня количество фибробластовъ, благодаря усиливающемуся дѣленію, возрастаетъ, и теперь становится замѣтнымъ, что клѣтки, лежащія у свободной поверхности и особенно у краевъ эксплантированнаго кусочка начинаютъ продвигаться въ сторону питательной среды. Это происходитъ безъ образованія псевдоподій—клѣтки лишь скользятъ по поверхности коллагеновыхъ пучковъ и по нитямъ фибриновой сѣти, сохраняя свой общій видъ и внѣшнюю форму (рис. 6, f). Вмѣсто прежней тонкой, неясно очерченной протоплазматической пластинки теперь только получаются либо веретенообразныя, слѣдовательно, въ поперечномъ сѣченіи круглыя клѣтки, либо клѣтки съ вѣтвистыми отростками, которые, сильно вытягиваясь и гипертрофируясь, пріобрѣтаютъ форму цилиндрическихъ на концахъ тонко заостренныхъ продолженій. Гипертрофирующіеся фибробласты часто получаютъ очень сложную древовидную или паукообразную форму. Въ теченіе третьяго дня они, продолжая размножаться и двигаться въ радіальномъ направленіи, всюду внѣдряются въ плазму, сѣтеобразно переплетаются и окружаютъ край кусочка все болѣе и болѣе широкимъ поясомъ, уже описаннымъ выше (рис. 1).

Мы видимъ такимъ образомъ, что типичныя для культуры in vitro отростчатыя клѣтки получаются, благодаря превращенію фибробластовъ, въ общемъ сохраняющихъ при этомъ свои прежнія свойства. Измѣненія послѣднихъ весьма сходны съ тѣми, которыя наблюдаются въ первыхъ фазахъ асептическаго воспаленія. Изъ фибробластовъ же слагаются и многократно пересѣянныя, постоянно растущія внѣ организма, „безсмертныя“ культуры (рис. 2).

Какъ уже сказано, фибробласты никогда не производятъ настоящихъ амебоидныхъ движеній и никогда не снабжены псевдоподіями. Блуждающіе элементы, какъ мы увидимъ ниже, не имѣютъ съ ними ничего общаго. Однако, внѣдряясь въ плазму и скользя въ промежуткахъ между нитями фибриноваго остова, многіе изъ древовидныхъ или паукообразныхъ фибробластовъ къ 4 или 5 дню получаютъ весьма своеобразныя очертанія, которыя на первый взглядъ могли бы подать поводъ къ предположенію о превращеніи ихъ въ амебоидные элементы. Поверхность длинныхъ вѣтвистыхъ отростковъ (рис. 6, f″) покрывается множествомъ короткихъ, острыхъ или чаще закругленныхъ зубчиковъ, такъ что края протоплазмы получаютъ пилообразный видъ. Вмѣстѣ съ тѣмъ протоплазма въ соотвѣтственныхъ мѣстахъ клѣточнаго тѣла дѣлается явственно базофильной. Обыкновенно описаннымъ измѣненіямъ подвергается лишь часть клѣтки и притомъ обыкновенно та, которая направлена къ кусочку ткани, отростки же, смотрящіе наружу и продвигающіеся впередъ, остаются гладкими и ровными. Возможно, что описанное состояніе служитъ выраженіемъ рѣзкаго контракціоннаго раздраженія протоплазмы. Во всякомъ случаѣ это состояніе лишь временное и никогда не ведетъ къ превращенію фибробластовъ въ амебоидные элементы.

Внутреннее цитологическое строеніе фибробластовъ, именно ихъ протоплазма, представляетъ въ культурахъ рядъ любопытныхъ особенностей, несомнѣнно служащихъ показателемъ необычнаго обмѣна веществъ. Такъ какъ эти явленія, повидимому, стоятъ въ тѣсной связи съ функціей хондріозомъ, то для изученія ихъ безусловно необходима комбинація гистологическихъ методовъ, съ одной

стороны, какъ ZFEAz, дающихъ общую картину внутренней клѣточной структуры, а съ другой, какъ ChK, хорошо консервирующихъ хондріозомы. Послѣдній способъ особенно выгоденъ еще въ томъ спеціальномъ отношеніи, что онъ позволяетъ отчетливо дифференцировать хондріозомы отъ жировыхъ включеній.

Ядро фибробластовъ, какъ извѣстно, имѣетъ очень характерный видъ (Максимовъ 55, 58), который почти неизмѣнно сохраняется и во всѣхъ безчисленныхъ поколѣніяхъ клѣтокъ, составляющихъ „безсмертныя“ культуры (рис. 2). Это обстоятельство въ нѣкоторыхъ случаяхъ играетъ важную роль въ опознаваніи данной клѣтки въ препаратѣ. Ядро правильно овально и лишь рѣдко имѣетъ одностороннее вдавленіе, оболочка его очень тонка и блѣдна и является въ видѣ ровной линіи. Скудный базихроматинъ распредѣленъ въ видѣ мельчайшихъ пылеобразныхъ зернышекъ равномѣрно по всему остову. Ядро имѣетъ поэтому очень свѣтлый видъ. Ядрышки, одно, два, рѣже нѣсколько, очень велики и темно окрашиваются. Въ упомянутыхъ выше гигантскихъ фибробластахъ въ многократно пересѣянныхъ культурахъ, особенно въ тѣхъ клѣткахъ, которыя уплощаются на нижней поверхности покровнаго стекла, ядро это, сохраняя ровный блѣдный контуръ и правильную овальную или кругловатую форму, можетъ тоже достичь колоссальныхъ размѣровъ, сильно уплощаясь при этомъ; ядрышки здѣсь достигаютъ очень значительной величины и имѣютъ рѣзко угловатую форму (рис. 2, 8).

Въ фибробластахъ нормальной рыхлой соединительной ткани кролика клѣточный центръ, какъ извѣстно (Максимовъ 58), представленъ типичной парой центріолей, обыкновенно не окруженной ясно выраженной сферой. Въ культурахъ первой генераціи, въ тѣхъ веретенообразныхъ или отросчатыхъ фибробластахъ, которые, энергично размножаясь, проникаютъ въ плазму и образуютъ, переплетаясь, поясъ новообразованной ткани (рис. 1, справа), клѣточный центръ иногда становится очень яснымъ, представляя собою большую, круглую, ацидофильную сферу, содержащую центріоли. Въ нижеописанныхъ грубозерни-

стыхъ фибробластахъ клѣточный центръ обычно различается лишь съ трудомъ.

На ZFEAz-препаратахъ сразу бросается въ глаза, что въ протоплазмѣ очень многихъ фибробластовъ эксплантированнаго кусочка ткани, уже въ теченіе перваго дня жизни in vitro, появляются своеобразныя, окрашивающіяся въ свѣтлорозовый цвѣтъ, т. е. слегка ацидофильныя зернышки, какихъ никогда нельзя найти въ нормальныхъ фибробластахъ (рис. 3, 4, 5, f). Вначалѣ они очень мелки и располагаются въ клѣточномъ тѣлѣ небольшими, неправильно разсѣянными группами. Затѣмъ, въ теченіе второго, еще болѣе третьяго дня число ихъ возрастаетъ, а сами зерна становятся крупнѣе. Количество послѣднихъ въ фибробластахъ разныхъ культуръ, даже сдѣланныхъ въ одно и то же время и изъ того же самаго матеріала, можетъ быть очень различнымъ, завися, очевидно, отъ случайныхъ, ближе неопредѣлимыхъ моментовъ. Въ общемъ можно сказать, что чѣмъ старше культура, тѣмъ зеренъ больше—едва ли найдется хоть одна культура 5-дневнаго возраста, въ которой по крайней мѣрѣ извѣстная часть фибробластовъ не содержала бы ихъ. Особенно обильно и быстро накопляются и особенно большого объема зерна, повидимому, достигаютъ въ фибробластахъ, лежащихъ въ глубинѣ эксплантированнаго кусочка, тогда какъ въ клѣткахъ, выходящихъ изъ кусочка и внѣдряющихся въ плазму, ихъ, по крайней мѣрѣ вначалѣ, обыкновенно меньше. Въ старыхъ, уже прекратившихъ ростъ культурахъ всѣ фибробласты (такъ же, какъ и блуждающія клѣтки въ покоѣ, см. ниже) часто сплошь, до концовъ своихъ отростковъ, набиты большими, круглыми зернами, чуть не вплотную прилегающими другъ къ другу.

Кромѣ и наряду съ описанными зернами въ протоплазмѣ очень многихъ фибробластовъ тѣхъ же препаратовъ выступаютъ мелкія и болѣе крупныя вакуоли, обычно лежащія по нѣскольку вмѣстѣ, маленькими группами, оттѣсняющими зерна въ сторону (рис. 3, 4, 5, f). Весьма нерѣдко при этомъ внутри отдѣльныхъ вакуолей замѣтно центрально расположенное болѣе крупное или болѣе мелкое ацидофильное зернышко, совершенно сходное съ

вышеописанными (рис. 5, f). Получается, слѣдовательно, такое впечатлѣніе, какъ будто зерна, растворяясь снаружи внутрь, даютъ въ концѣ концовъ вакуоли.

При пересѣвахъ культуръ фибробласты, какъ мы видѣли, въ общемъ сохраняютъ свою типичную внѣшнюю форму и скоро остаются одни, безъ примѣси блуждающихъ элементовъ (рис. 2). Появившіяся въ нихъ уже въ первой культурѣ зерна теперь составляютъ постоянную и неотъемлемую ихъ принадлежность, прямо передаваемую при дѣленіи изъ одного поколѣнія въ другое. Все объемистое клѣточное тѣло, часто даже отростки могутъ быть почти сплошь набиты множествомъ шарообразныхъ, частью очень крупныхъ зеренъ, такъ что отъ собственной протоплазмы остается лишь очень мало.

Въ этихъ гипертрофированныхъ, грубозернистыхъ фибробластахъ, очевидно уже примѣнившихся къ жизни внѣ организма, также встрѣчаются на ZFEAz-препаратахъ, наряду съ грубыми зернами, и вакуоли, либо разсѣянныя поодиночкѣ, либо собранныя группами. Нерѣдко, особенно въ заключенныхъ внутри массъ стараго фибрина фибробластахъ, даже большинство крупныхъ зеренъ оказывается замѣненнымъ вакуолями, и тогда клѣточное тѣло представляетъ грубую пѣнистую структуру.

Описанныя измѣненія живущихъ in vitro фибробластовъ тѣсно связаны какъ съ вопросомъ о хондріозомахъ, такъ и съ вопросомъ о накопленіи жира и липоидовъ въ клѣткѣ. Поэтому теперь слѣдуетъ перейти къ описанію ZFEh- и ChK-препаратовъ, позволяющихъ прослѣдить измѣненія хондріозомъ въ этихъ клѣткахъ, а также препаратовъ, обработанныхъ FS и FNbl.

Мои прежнія изслѣдованія о структурѣ соединительнотканныхъ клѣтокъ и спеціально фибробластовъ (Максимовъ 55, 58) были произведены въ то время, когда хондріозомы еще не были извѣстны, какъ постоянная составная часть всѣхъ клѣтокъ. Съ тѣхъ поръ хондріозомный аппаратъ фибробластовъ много разъ описывался различными авторами. Въ культурахъ, благодаря ничтожной величинѣ объекта, хондріозомы во всѣхъ клѣткахъ обыкновенно оказываются прекрасно фиксированными даже

послѣ ZF, тѣмъ болѣе послѣ Ch. Послѣ ZF онѣ отъ Eh принимаютъ черный цвѣтъ. Послѣ ChK онѣ окрашены въ темно-красный цвѣтъ и рѣзко выдѣляются на свѣтломъ сѣровато-желтомъ фонѣ.

Въ фибробластахъ, еще совершенно неизмѣненныхъ, весь хондріозомный аппаратъ состоитъ почти исключительно изъ множества нитей, хондріоконтъ различной длины (рис. 7, f'). Извиваясь, онѣ пронизываютъ во всѣхъ направленіяхъ клѣточное тѣло, часто радіально окружая центръ. Въ тонкихъ, прозрачныхъ отросткахъ онѣ вытянуты по длинѣ послѣднихъ. Зернышки, митохондріи и четкообразныя нити, хондріомиты, здѣсь рѣдки.

Если фиксированный ZF препаратъ культуры въ описанной выше стадіи перваго накопленія зеренъ въ фибробластахъ окрасить Eh, то получаются очень ясныя и простыя картины (рис. 7, f) — черныя хондріоконты превращаются въ четкообразныя хондріомиты, а затѣмъ распадаются на круглыя зерна, митохондріи, которыя, увеличиваясь въ размѣрѣ, очевидно превращаются въ описанныя выше ацидофильныя зерна. Между черными зернами располагаются вакуоли, въ центрѣ которыхъ иногда также замѣтны какъ бы растворяющіяся зерна. Очевидно, слѣдовательно, что на основаніи такихъ картинъ можно заключить, что зерна представляютъ собою продуктъ прямого превращенія хондріозомъ. Гипертрофированные фибробласты въ постоянно растущихъ in vitro, „безсмертныхъ“ культурахъ оказываются послѣ ZFEh сплошь набитыми множествомъ грубыхъ черныхъ зеренъ, совершенно закрывающихъ всѣ остальныя структуры.

Послѣ фиксаціи подходящихъ культуръ F и окраски S in toto удается констатировать, что въ фибробластахъ, содержащихъ послѣ ZFEAz ацидофильныя зерна, а въ живомъ состояніи наполненныхъ блестящими капельками, протоплазма содержитъ красныя капли въ различномъ количествѣ; Nbl придаетъ послѣднимъ розовый цвѣтъ. Это заставляетъ признать, согласно съ Кронтовскимъ и Полевымъ (46), что въ клѣткахъ, растущихъ in vitro, накопляется простой нейтральный жиръ. Доказать присутствіе какихъ либо липоидовъ мнѣ не удалось.

На основаніи изложеннаго возможно, слѣдовательно, предположить, что вышеописанныя ацидофильныя зерна, повидимому развивающіяся изъ хондріозомъ, имѣютъ, кромѣ того, какое-то отношеніе къ жировымъ каплямъ. Но каковы именно эти отношенія, этого разсмотрѣнные до сихъ поръ препараты рѣшить не могутъ. Число ацидофильныхъ зеренъ послѣ ZFEAz во всякомъ случаѣ больше, чѣмъ число капель нейтральнаго жира послѣ F и S. Кромѣ того остается неяснымъ, какое значеніе имѣютъ вакуоли, видимыя на ZFEAz-препаратахъ.

Для выясненія этихъ сомнѣній рѣшающее значеніе имѣютъ ChK-препараты—здѣсь съ одной стороны сохраняются, окрашиваясь въ темносѣрый цвѣтъ и дѣлаясь нерастворимыми, жировыя капли, а съ другой стороны, очевидно, должны отчетливо выступать настоящія вакуоли; ацидофильныя послѣ ZFEAz зерна являются въ видѣ чрезвычайно рѣзко очерченныхъ, круглыхъ, сѣровато-желтыхъ тѣлецъ; хондріозомы же представляются темно-красными.

На препаратахъ, соотвѣтствующихъ рис. 7, f, послѣ обработки по ChK, хондріомиты, хондріоконты и болѣе мелкія круглыя зерна имѣютъ темно-красный цвѣтъ. Болѣе крупныя зерна окрашены, напротивъ того, въ сѣровато-желтый или блѣдно-розовый цвѣтъ, причемъ между ними и болѣе мелкими красными зернами имѣются всѣ переходы въ окраскѣ и величинѣ. Кромѣ того, однако, большее или меньшее количество крупныхъ и мелкихъ зеренъ представляется окрашеннымъ въ темно-сѣрый цвѣтъ и эти сѣрыя зерна, т. е., очевидно, жировыя капли, съ своей стороны также связаны постепенными переходами съ сѣровато-желтыми и розовыми зернами. Свѣтлыя вакуоли встрѣчаются, но въ гораздо меньшемъ числѣ, чѣмъ послѣ ZFEAz. Этихъ отношеній, къ сожалѣнію, нельзя передать на черныхъ рисункахъ.

Въ гипертрофическихъ, грубозернистыхъ фибробластахъ болѣе старыхъ или пересѣянныхъ культуръ картины послѣ ChK также чрезвычайно демонстративны. Все тѣло клѣтки почти сплошь наполнено большими сѣро-желтыми круглыми зернами (рис. 8). Обычно они не гомогенны, а центръ ихъ представляется болѣе свѣтлымъ, чѣмъ периферія, или наоборотъ, такъ что получаются образованія

въ родѣ сложныхъ секреторныхъ зеренъ, описывавшихся, между прочимъ, напр. M. Heidenhain (38). Въ узкихъ промежуткахъ между грубыми сѣро-желтыми зернами, въ совершенно блѣдной основной протоплазмѣ, въ большемъ или меньшемъ количествѣ и въ очень неравномѣрномъ распредѣленіи, находятся темно-красныя (на рисункѣ черныя) хондріоконты, часто довольно длинныя и въ этихъ случаяхъ змѣеобразно извивающіяся между зернами. Очень часто красныя ниточки обхватываютъ зерна, тѣсно прилегая къ ихъ поверхности. Отъ хондріоконтъ видны всѣ переходы къ хондріомитамъ и митохондріямъ, также часто тѣсно прилегающимъ въ видѣ темнокрасныхъ зеренъ къ поверхности сѣрожелтыхъ шаровъ. Около ядра, съ одной стороны, вѣроятно въ окружности центра, обыкновенно имѣется (на рисункѣ не замѣтное) нерѣзко ограниченное поле, гдѣ сѣро-желтыя зерна мельче и гдѣ ихъ мало, а хондріозомъ больше; въ этомъ участкѣ, рѣже въ другихъ мѣстахъ клѣточнаго тѣла, можно попрежнему найти въ большомъ количествѣ переходныя формы между красными митохондріями и сѣрожелтыми зернами, въ видѣ различной величины, частью уже довольно крупныхъ темнокрасныхъ зеренъ, постепенно переходящихъ въ сѣро-желтыя. Вакуоли въ описываемыхъ препаратахъ сравнительно рѣдки; но зато въ каждомъ грубозернистомъ фибробластѣ послѣ ChK видны черныя жировыя капли, обыкновенно собранныя въ тѣсныя кучки.

Описанныя картины позволяютъ, по моему мнѣнію, сдѣлать вполнѣ опредѣленное предположеніе о характерѣ и происхожденіи зернистыхъ включеній въ фибробластахъ. Подъ вліяніемъ особыхъ условій, встрѣчаемыхъ клѣтками in vitro, хондріоконты начинаютъ распадаться на митохондріи, а эти послѣднія, гипертрофируясь, превращаются въ крупныя, послѣ ZFEAz розовыя, послѣ ChK сѣровато-желтыя зерна. Зерна эти (такъ же, какъ и растущія секреторныя зерна въ первой стадіи своего развитія по M. Heidenhain 38) въ значительной части состоятъ, вѣроятно, изъ веществъ бѣлковаго характера, притомъ вначалѣ живого, какъ и сами хондріозомы. Затѣмъ въ ихъ веществѣ начинаетъ откладываться нейтральный жиръ, и, въ концѣ кон-

цовъ, все зерно можетъ, превратиться такимъ образомъ въ каплю жира. Поэтому-то на препаратахъ, фиксированныхъ С и окрашенныхъ in toto Н зерна почти всегда оказываются безслѣдно растворенными. Если описанное превращеніе въ жировыя капли не закончено, то на ZFEAz-препаратахъ, гдѣ жиръ растворенъ, получится вакуоля съ центрально расположеннымъ въ ней зерномъ, а на ChK-препаратахъ болѣе или менѣе темно окрашенное въ сѣрый цвѣтъ зерно. Зрѣлыя жировыя капли, вовсе или почти не содержащія остатка бѣлковаго вещества, на ZFEAz-препаратахъ представляются пустыми свѣтлыми вакуолями, а на ChK-препаратахъ— темно-сѣрыми или даже черными каплями.

Какъ упомянуто въ литературномъ обзорѣ, Lambert и Hanes (50) въ нѣкоторыхъ клѣткахъ in vitro, повидимому, тоже наблюдали сходный процессъ образованія жировыхъ капель и также сводятъ его на особыя зерна въ протоплазмѣ, тогда какъ M. R. Lewis и W. H. Lewis (54), напротивъ того, отрицаютъ какую бы то ни было генетическую связь между хондріозомами и жировыми каплями.

Несомнѣнно, что описанная своеобразная структура является видимымъ выраженіемъ особаго, приспособленнаго къ совершенно необычнымъ внѣшнимъ условіямъ жизненнаго обмѣна. Но пока накопленіе зеренъ не достигаетъ чрезмѣрной степени, жизнеспособность клѣтки все-таки, повидимому, не страдаетъ, и мы еще не имѣемъ права усматривать въ накопленіи зеренъ признака дегенераціи. Въ этомъ насъ убѣждаютъ каріокинетическія фигуры, довольно часто встрѣчающіяся даже въ очень богатыхъ крупными зернами клѣткахъ. Слѣдуетъ, однако, все таки отмѣтить, что въ первые дни роста культуры количество зеренъ сравнительно меньше, чѣмъ въ старыхъ культурахъ; особенно много ихъ накопляется обычно въ тѣхъ элементахъ, которые остаются заключенными въ массахъ стараго фибрина. Здѣсь къ тому же особенно часто всѣ зерна въ концѣ концовъ превращаются въ жировыя капли; на ZF-препаратахъ такія клѣтки, какъ уже отмѣчено, представляются пѣнистыми и это состояніе, быть можетъ, слѣдуетъ уже разсматривать какъ жировое перерожденіе. Одиночные, несомнѣнно дегенеративно измѣненные фибро-

бласты, конечно, всегда встрѣчаются въ каждой культурѣ— въ такихъ клѣткахъ тѣло обыкновенно оказывается раздутымъ большими вакуолями или жировыми каплями, протоплазма уже не содержитъ явственныхъ хондріозомъ, зерна же, возникшія изъ нихъ, сливаются въ объемистыя, неправильной формы глыбки, часто лежащія въ серединѣ вакуолей.

Фибробласты многократно пересѣянныхъ культуръ по своимъ большимъ размѣрамъ, удобству наблюденія въ живомъ состояніи и своеобразнымъ превращеніямъ хондріозомъ представляютъ чрезвычайно интересный цитологическій объектъ. Возможно, что съ помощью спеціальныхъ микрохимическихъ реакцій въ нихъ удастся доказать присутствіе и разныхъ другихъ веществъ, напр., гликогена и т. п. Изученіе относящихся сюда вопросовъ представляетъ собою благодарную тему для будущихъ изслѣдованій.

b. Блуждающія клѣтки въ покоѣ.

У кролика эти клѣтки въ рыхлой соединительной ткани, какъ извѣстно (Максимовъ 58), имѣютъ очень характерный видъ. Онѣ располагаются почти всегда небольшими группами. Въ рѣзко очерченной, довольно темной и плотной протоплазмѣ ихъ всегда содержатся въ большемъ или меньшемъ количествѣ зернышки, собранныя въ типичныя, маленькія, угловатыя глыбки, въ свѣжемъ состояніи желтоватыя, послѣ ZFEAz темносинія, послѣ ZFEh черныя. По этимъ зернышкамъ, которыя очень прочны и сохраняются долгое время, несмотря на глубокія измѣненія клѣтокъ, послѣднія легко могутъ быть узнаны. Также типично и ядро, имѣющее, какъ извѣстно, неправильный, складчатый видъ и всегда значительно болѣе темное и болѣе маленькое, чѣмъ ядро фибробластовъ. Что касается хондріозомъ, то изслѣдованія съ прижизненной окраской трипановой синькой (Чашинъ, 68) показали, что онѣ имѣютъ преимущественно видъ мелкихъ зеренъ, митохондрій. Однако, послѣ ZFEh (рис. 7, b) удается видѣть, что кромѣ зеренъ вокругъ сферы обычно скопляются въ извѣстномъ количествѣ также и очень тонкія, короткія хондріоконты.

Измѣненія блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ въ эксплантированныхъ кускахъ рыхлой соединительной ткани начинаются также очень быстро, и элементы эти, иногда уже къ концу перваго дня, совершенно непохожи на нормальные. Слѣдуетъ, однако, отмѣтить, что они, въ противоположность фибробластамъ, гораздо чаще представляютъ въ этомъ отношеніи значительныя индивидуальныя различія, такъ что даже въ одномъ и томъ же препаратѣ, въ одной и той же группѣ этихъ клѣтокъ (рис. 5, b) отдѣльные экземпляры претерпѣваютъ различныя превращенія.

Очень многія, иногда большинство изъ разсматриваемыхъ клѣтокъ, особенно тѣ, которыя лежатъ въ глубинѣ кусочка, уже въ теченіе первыхъ 24 часовъ накопляютъ въ своей протоплазмѣ множество очень крупныхъ шарообразныхъ зеренъ, послѣ ZFEAz грязнорозовыхъ, послѣ ZFEh черныхъ (рис. 3, b). Послѣ осміевой кислоты (Ch) чернится лишь очень небольшая часть ихъ, чему соотвѣтствуетъ и очень небольшое количество большихъ красныхъ капель въ этихъ клѣткахъ послѣ FS. Способъ развитія зеренъ не вполнѣ ясенъ; возможно, что и здѣсь активную роль играютъ хондріозомы и что сущность этого процесса стоитъ близко къ описаннымъ выше измѣненіямъ фибробластовъ. Зерна совершенно выполняютъ все клѣточное тѣло и между ними остаются лишь очень узкія прослойки протоплазмы, причемъ упомянутыя выше нормальныя, угловатыя, послѣ ZFEAz темносинія зернышки обыкновенно тѣсно прилегаютъ къ ихъ поверхности. Ядро пассивно сдавливается, становится угловатымъ, а клѣточное тѣло сокращается и получаетъ кругловатую форму.

Элементы, наполненные зернами, въ первое время не показываютъ дегенеративныхъ измѣненій. Нѣкоторые изъ нихъ впослѣдствіи, быть можетъ, даже могутъ опять растворить зерна и стать подвижными, но, въ большинствѣ, они остаются совершенно пассивными, не дѣлятся и даже на 6—7 день кажутся такими же, какъ вначалѣ. Послѣ перваго, иногда даже послѣ второго пересѣва они еще видны въ культурахъ, но затѣмъ распадаются и исчезаютъ.

Во всѣхъ культурахъ очень многія блуждающія клѣтки въ покоѣ, особенно тѣ, которыя лежатъ у поверхности

кусочка, претерпѣваютъ, однако, измѣненія совершенно другого характера, именно измѣненія, соотвѣтствующія тѣмъ, которыя наблюдаются при воспаленіи. Крупныхъ зеренъ не образуется, протоплазма гипертрофируется, набухаетъ, въ ней видны неясно очерченныя, болѣе свѣтлыя пятна въ родѣ вакуолей, между которыми разбросаны нормальныя угловатыя зернышки, и затѣмъ такія клѣтки, просыпаясь, становятся амебоидными (рис. 5, b, нижняя клѣтка). Онѣ образуютъ псевдоподіи и ползутъ въ окружающую питательную плазму, продѣлывая себѣ дорогу между нитями фибриноваго остова (рис. 1 и 6, m и m′). При этомъ движеніи клѣтки часто очень сильно вытягиваются на подобіе червя и изгибаются или образуютъ такое множество тонкихъ, различно направленныхъ псевдоподій, что получаютъ вѣтвистый видъ. Въ отличіе отъ фибробластовъ (рис. 6, f и f″), помимо всѣхъ другихъ качествъ, меньшей величины клѣтки и т. д., всѣ протоплазматическія вѣтви здѣсь имѣютъ характеръ псевдоподій, т. е. непостоянныхъ, подвижныхъ выростовъ и оканчиваются закругленіями, постоянно мѣняющими свои очертанія при жизни. Характерныя для блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ угловатыя, послѣ ZFEAz темносинія скопленія зернышекъ при этомъ постепенно уменьшаются и исчезаютъ. Ядро въ общемъ сохраняетъ свой прежній характеръ—оно всегда меньше и менѣе правильно, чѣмъ ядро фибробластовъ, и никогда не содержитъ такихъ большихъ темныхъ ядрышекъ; иногда, хотя и не часто, въ такихъ клѣткахъ видны митозы (рис. 1 и 6, m′).

Эти то элементы и являются описанными выше амебоидными клѣтками въ культурахъ.

Очень нерѣдки въ культурахъ простой соединительной ткани и промежуточныя формы между описанными двумя крайними состояніями блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ. Несмотря на появленіе крупныхъ зеренъ въ довольно значительномъ количествѣ, клѣтка тѣмъ не менѣе не остается инертной, а, наоборотъ, гипертрофируется, образуетъ подчасъ очень длинные амебоидные отростки, также часто содержащіе отдѣльныя большія зерна, иногда тутъ же дѣлится и затѣмъ превращается въ типичный амебоцитъ,

въ полибластъ, выползающій въ плазму (рис. 4, b и b'). Когда такая клѣтка попадаетъ въ плазму, то ранѣе образовавшіяся въ ней грубыя зерна опять растворяются. Съ другой стороны, однако, часть этихъ зеренъ въ болѣе позднихъ стадіяхъ можетъ, повидимому, превратиться въ жировыя капли.

При посѣвахъ ткани въ плазму съ примѣсью трипановой синьки очень скоро, уже въ теченіе первыхъ сутокъ, происходитъ типичное и очень рѣзкое прижизненное окрашиванье блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ, лежащихъ въ ткани. Нерѣдко удается совершенно отчетливо прослѣдить на живомъ препаратѣ, какъ такія синія клѣтки, просыпаясь, превращаются въ амебоидные полибласты и выползаютъ въ плазму. Продвигаясь дальше въ послѣдней, они однако въ большинствѣ постепенно опять теряютъ окраску.

Блуждающіе элементы въ культурахъ соединительной ткани in vitro представляютъ собою, слѣдовательно, проснувшіяся и ставшія подвижными блуждающія клѣтки въ покоѣ (клазматоциты по старой терминологіи Ranvier) и, такимъ образомъ, вполнѣ соотвѣтствуютъ т. н. полибластамъ на полѣ воспаленія. Указанія Busse (6) на то, что in vitro блуждающіе элементы образуются будто бы путемъ мобилизаціи фибробластовъ, не подтвердились. Фибробласты и блуждающіе элементы въ культурахъ съ начала до конца остаются рѣзко отграниченными другъ отъ друга.

Блуждая въ окружности эксплантированнаго кусочка ткани, полибластическія клѣтки, такъ же, какъ въ организмѣ, проявляютъ способность къ фагоцитозу—поводъ къ этому представляется особенно тогда, когда въ культуру случайно попали мелкія асептическія инородныя тѣла, напр. хлопчато-бумажныя волокна. Послѣднія скоро одѣваются цѣлыми рядами тѣсно другъ около друга расположенныхъ полибластовъ. Нерѣдко можно впрочемъ замѣтить, что къ волокнамъ по ихъ длинѣ тѣсно прикладываются и фибробласты вперемежку съ полибластами.

Послѣ выясненія способа развитія блуждающихъ клѣтокъ въ культурахъ, становится вполнѣ понятнымъ указанное выше непостоянство ихъ числа и рѣзкая неравно-

мѣрность распредѣленія. Если большинство блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ сразу наполнилось грубыми зернами, или если, какъ это иногда тоже бываетъ, очень многія изъ нихъ сразу дегенерируютъ, путемъ зернистаго распада протоплазмы и пикноза ядеръ, то такая культура съ самаго начала бѣдна полибластами. Если въ эксплантированный кусочекъ случайно попалъ сосудистый или нервный пучокъ или островокъ жировой ткани—участки, какъ извѣстно, очень богатые, блуждающими клѣтками въ покоѣ — то въ такихъ культурахъ въ соотвѣтственныхъ мѣстахъ наблюдается особенное обиліе полибластическихъ формъ. Этимъ же богатствомъ блуждающими клѣтками въ покоѣ объясняется и большое количество полибластовъ, находимыхъ въ культурахъ соединительной ткани отъ новорожденныхъ животныхъ.

Такъ какъ, съ одной стороны, митозы въ блуждающихъ клѣткахъ въ покоѣ и въ уже образовавшихся изъ нихъ полибластахъ встрѣчаются несравненно рѣже, чѣмъ въ фибробластахъ, а, съ другой стороны, съ самыхъ первыхъ дней жизни in vitro и во всѣхъ послѣдующихъ стадіяхъ довольно часто попадаются картины дегенераціи блуждающихъ клѣтокъ, какъ покоящихся, такъ и мобилизованныхъ, то становится понятнымъ, почему въ культурахъ обыкновенной рыхлой соединительной ткани взрослыхъ млекопитающихъ блуждающіе элементы уже съ самаго начала малочисленны, а при послѣдующихъ пересѣвахъ и совсѣмъ вымираютъ, тогда какъ фибробласты привыкаютъ къ постоянной жизни in vitro и непрерывно размножаются.

c. Лимфоциты.

Въ нормальной рыхлой соединительной ткани млекопитающихъ ихъ очень мало. Въ культурахъ ея они поэтому тоже встрѣчаются очень рѣдко.

Путемъ амебоидныхъ движеній они проникаютъ въ плазму и здѣсь вѣроятно въ большинствѣ въ концѣ концовъ подвергаются дегенераціи. Судьбу и превращенія ихъ in vitro слѣдуетъ изучать въ культурахъ лимфоидной ткани, т. е. лимфатическихъ узловъ (см. ниже). Что лим-

фоциты здѣсь и въ крови совершенно тождественны съ мелкими блуждающими клѣтками нормальной соединительной ткани, уже было доказано прежними изслѣдованіями (Максимовъ, 58—61).

d. Тучныя клѣтки.

Такъ какъ онѣ у кролика въ рыхлой соединительной ткани очень рѣдки и притомъ могутъ быть хорошо консервированы только алкоголемъ, то на моемъ матеріалѣ я, очевидно, не могъ получить данныхъ о ихъ судьбѣ въ культурахъ. Единичные экземпляры мною все-таки были неоднократно находимы, особенно въ окружности сосудовъ, но какихъ либо измѣненій они не представляли. Весьма желательно было бы изслѣдовать in vitro тучныя клѣтки крысы, гдѣ онѣ развиты очень сильно; къ сожалѣнію у этого животнаго препятствіемъ для успѣха является крайне легкая свертываемость плазмы.

e. Жировыя клѣтки.

Если, какъ это весьма часто случается, съ кусочкомъ рыхлой соединительной ткани въ культуру попали отдѣльныя жировыя клѣтки или небольшая группа ихъ, то удается наблюдать весьма интересное измѣненіе этихъ элементовъ in vitro (рис. 5, d). Объемистыя жировыя капли постепенно уменьшаются въ размѣрѣ, разбиваются на болѣе мелкія капли, протоплазма же, наоборотъ, увеличивается, а сплющенное ядро округляется. Круглое клѣточное тѣло на 5 или 6 день получаетъ уже явственно угловатую форму и углы вытягиваются въ заостренные, плоскіе отростки. Получаются клѣтки, совершенно сходныя съ обычными фибробластами, только содержащія въ себѣ еще одну или нѣсколько жировыхъ капель различной величины, которыя затѣмъ окончательно исчезаютъ. Здѣсь, слѣдовательно, in vitro происходитъ такая же анаплязія, такое же обратное превращеніе жировыхъ клѣтокъ въ фибробласты, какъ это многократно описывалось разными авторами при голоданіи или при воспаленіи (Максимовъ 56).

f. Эндотелій сосудовъ.

Какъ уже отмѣчено выше, въ общемъ описаніи культуръ, капиллярные сосуды эксплантированнаго кусочка могутъ нѣкоторое время сохраняться среди другихъ элементовъ и даже образовывать новые отпрыски, какъ при продуктивномъ воспаленіи (рис. 1, v'). Даже послѣ перваго пересѣва, въ культурахъ второй очереди, эндотелій еще можетъ быть найденъ въ видѣ болѣе или менѣе рѣзко отграниченныхъ отъ фибробластовъ элементовъ. Но постепенно, начиная съ 3—4 дня жизни in vitro, эта рѣзкая разница теряется. Очертанія сосудовъ и ихъ отпрысковъ становятся неясными, вытянутые эндотеліальные элементы расходятся другъ отъ друга и въ дальнѣйшихъ своихъ превращеніяхъ, повидимому, совершенно примыкаютъ къ фибробластамъ. И это явленіе опять-таки сходно съ измѣненіями капиллярныхъ сосудовъ при воспаленіи, гдѣ при очень энергичномъ размноженіи эндотелія капилляровъ и капиллярныхъ венъ часть его клѣтокъ отходитъ наружу и примѣшивается къ фибробластамъ.

g. Промежуточное волокнистое вещество.

Наблюдая эксплантированный кусочекъ соединительной ткани, можно замѣтить, что къ 6 дню коллагеновые пучки разбухаютъ, блѣднѣютъ и теряютъ свои ясныя очертанія. Эластическія волокна также блѣднѣютъ и, повидимому, распадаются на отдѣльные отрѣзки. При пересѣвахъ культуры остатки волокнистаго вещества постепенно совершенно теряются.

IV. Культуры изъ воспаленной рыхлой соединительной ткани и изъ рубцовой ткани.

Мною былъ приготовленъ рядъ культуръ изъ рыхлой ткани, непосредственно окружавшей введенный подъ кожу кролика за 3 дня до опыта кусокъ стерильнаго целлоидина. Ткань эта представляла обычную картину остраго асептическаго воспаленія и состояла изъ дѣлящихся фи-

бробластовъ, изъ множества полибластовъ самаго различнаго вида, частью большихъ, частью маленькихъ, еще совершенно сходныхъ съ лимфоцитами, и изъ псевдо-эозинофильныхъ лейкоцитовъ.

Фибробласты прямо продолжали свое уже ранѣе начавшееся размноженіе и поэтому, по сравненію съ культурами изъ нормальной ткани, новообразованіе элементовъ здѣсь за ту же единицу времени было значительно пышнѣе. Особенно часто попадались фибробласты съ очень длинными, обильно вѣтвящимися отростками, покрытыми пилообразными зубчиками. Кромѣ того, вся культура была въ теченіе первыхъ дней наводнена зернистыми лейкоцитами и полибластами. Первые, въ концѣ концовъ, всѣ подверглись дегенераціи. Что же касается послѣднихъ, то и среди нихъ дегенеративныя формы были находимы очень часто и особенно это касалось мелкихъ, лимфоцитныхъ формъ. Но большинство ихъ, именно болѣе крупные полибласты (возникшіе изъ блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ), развивались дальше и на ряду съ еще не мобилизованными блуждающими клѣтками въ покоѣ превращались въ такія же удалявшіяся въ плазму амебоидныя клѣтки, какъ и въ культурахъ нормальной соединительной ткани, только ихъ здѣсь было гораздо больше. Полибласты здѣсь, кромѣ того, еще отличались особенно рѣзкой способностью къ фагоцитозу, и въ нѣкоторыхъ культурахъ мною было даже замѣчено сліяніе ихъ понѣскольку въ окружности маленькихъ инородныхъ тѣлъ и некротическихъ массъ съ образованіемъ многоядерныхъ, гигантскихъ клѣтокъ.

Мною были предприняты и пересѣвы изъ такихъ культуръ воспаленной ткани и они вполнѣ удались. Въ послѣдующихъ культурахъ и здѣсь фибробласты продолжали непрерывно размножаться и тоже накопляли въ себѣ зерна. Соотвѣтственно гораздо большему первоначальному числу и, быть можетъ, большей жизнеспособности полибластовъ, послѣдніе держались при этомъ гораздо дольше, до 4-го пересѣва, но затѣмъ все-таки исчезли, такъ что въ результатѣ и здѣсь получились совершенно такія же чистыя культуры большихъ зернистыхъ фибробластовъ, какъ и въ случаѣ нормальной соединительной ткани.

Для посѣва рубцовой ткани я взялъ тканевую оболочку, одѣвавшую целлоидиновый кусочекъ, введенный подъ кожу кролику за 54 дня до опыта. Ткань эта имѣла обычное строеніе рубцовой ткани и содержала двѣ клѣточныя формы — фибробласты и осѣдлые полибласты съ характеромъ блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ (Максимовъ, 55, 57). In vitro получились результаты, совершенно сходные съ нормальной тканью. Фибробласты дали типичный ростъ, непрерывно продолжавшійся при дальнѣйшихъ пересѣвахъ, осѣдлые же полибласты реагировали совершенно такъ же, какъ нормальныя блуждающія клѣтки въ покоѣ.

V. Культуры изъ соединительной ткани спеціальныхъ видовъ.

Какъ уже отмѣчено, въ настоящей работѣ будутъ приведены изъ относящагося сюда матеріала лишь нѣкоторыя данныя, необходимыя для правильной оцѣнки явленій, наблюдаемыхъ въ культурахъ простой соединительной ткани.

1. Ткань лимфатическихъ узловъ.

Для посѣвовъ брались кусочки изъ корковаго вещества лимфатическихъ узловъ, лежащихъ у кролика въ корнѣ брыжейки въ видѣ массивнаго пакета (pancreas Aselli). Ткань эта очень энергично развивается in vitro и даетъ при этомъ чрезвычайно поучительныя картины.

Въ корковомъ веществѣ нормальнаго лимфатическаго узла съ его капсулой, трабекулами, фолликулами и синусами находятся въ сущности только три различныя клѣточныя формы, которыя a priori должны быть приняты въ расчетъ при оцѣнкѣ явленій, происходящихъ in vitro — лимфоциты, фибробласты и ретикулярныя клѣтки. Кромѣ этого можно еще назвать эндотелій кровеносныхъ сосудовъ.

Лимфоциты разныхъ видовъ въ числовомъ отношеніи безусловно превалируютъ здѣсь, какъ извѣстно, надъ другими клѣтками.

Обыкновенные фибробласты отчетливо замѣтны на каждомъ срѣзѣ въ толщѣ трабекулъ, а также въ сопровожденіи болѣе крупныхъ сосудовъ. Въ предѣлахъ же синусовъ и фолликуловъ, въ самой лимфоидной ткани, ихъ на срѣзахъ нормальнаго узла съ точностью опредѣлить не удается. Между тѣмъ они здѣсь должны быть, такъ какъ при искусственно вызываемомъ асептическомъ воспаленіи лимфоидной ткани (Бабкина, 3) въ окружности инороднаго тѣла уже съ перваго дня появляются типичные фибробласты.

Ретикулярныя клѣтки, располагающіяся на волокнахъ сѣтчатой стромы, служили очень часто предметомъ спеціальныхъ изслѣдованій. Издавна извѣстно, что онѣ обладаютъ способностью къ фагоцитозу. При асептическомъ воспаленіи онѣ, округляясь и мобилизуясь, превращаются въ полибласты (Бабкина, 3). При прижизненной окраскѣ организма трипановой или изаминовой синькой (Чашинъ, 68) онѣ накопляютъ въ себѣ большія количества краски.

Топографическія и генетическія отношенія между названными 3 клѣточными формами въ лимфатическихъ узлахъ еще не выяснены. Могутъ-ли лимфоциты возникать путемъ дѣленія изъ фибробластовъ или ретикулярныхъ клѣтокъ, или они размножаются во взрослomъ организмѣ только самостоятельно? Могутъ ли они, прогрессивно дифференцируясь, превращаться въ ретикулярныя клѣтки? Въ какихъ отношеніяхъ стоятъ ретикулярныя клѣтки къ фибробластамъ? Имѣются ли въ лимфоидной ткани однородные элементы въ reticulum, которые лишь при воспаленіи дифференцируются въ этихъ двухъ направленіяхъ, или въ сѣтчатой стромѣ уже въ нормальномъ состояніи всюду заложены тѣсно рядомъ другъ съ другомъ и тѣ и другія клѣтки, въ видѣ совершенно разнородныхъ элементовъ и лишь плотность ткани и богатство ея клѣтками мѣшаютъ ясно различить ихъ другъ отъ друга на обыкновенномъ гистологическомъ препаратѣ? Для рѣшенія всѣхъ этихъ и родственныхъ имъ вопросовъ методъ культивированья ткани in vitro можетъ дать очень цѣнныя указанія.

Уже начиная съ первыхъ часовъ жизни in vitro всюду по краю кусочка лимфоидной ткани въ плазму путемъ амебоидныхъ движеній выселяются какъ большіе, такъ и малые и средніе лимфоциты. Темно-синяя послѣ ZFEAz протоплазма ихъ образуетъ колбовидныя псевдоподіи, иногда вся клѣтка вытягивается въ длину, въ болѣе крупныхъ формахъ часто встрѣчаются митозы — повидимому болѣе частые, чѣмъ въ нормальной ткани.

По мѣрѣ выселенія лимфоцитовъ, ткань разрыхляется и ея строеніе становится яснѣе. Этому, кромѣ того, помогаетъ еще и то обстоятельство, что сравнительно большое количество лимфоцитовъ, а можетъ быть и другихъ элементовъ въ ткани быстро погибаетъ, повидимому, отъ непосредственнаго дѣйствія травмы (рис. 9, z). Поэтому теперь въ ткани, даже въ участкахъ, очень далекихъ отъ трабекулъ, чрезвычайно отчетливо выступаютъ элементы, несомнѣнно представляющіе собою типичные фибробласты, начинающіе прогрессивно развиваться (рис. 9, f, f'). Они, очевидно, примѣняются въ своемъ расположеніи къ волокнамъ reticulum' а, которыя на разсматриваемыхъ препаратахъ, конечно, не окрашены, и лежатъ то по одиночкѣ, то рядами. На периферіи фолликуловъ они образуютъ довольно ясно замѣтный густой слой. Ядро ихъ имѣетъ въ высшей степени типичный видъ правильнаго свѣтлаго овала съ очень темными, крупными ядрышками. Базофильная протоплазма, еще очень скудная, образуетъ маленькіе треугольные острые выступы на поверхности ядра, такъ что получается тѣло въ формѣ короткаго веретена, треугольника или многоугольника.

Точно такіе же несомнѣнные фибробласты всюду видны и по ходу болѣе крупныхъ сосудовъ и въ трабекулахъ. Мало того—оставшіеся среди некротическихъ массъ живыми тонкіе сосуды представляются состоящими изъ толстыхъ, вздутыхъ, рыхло связанныхъ другъ съ другомъ эндотеліальныхъ клѣтокъ (рис. 9, e), и эти послѣднія также имѣютъ всѣ свойства фибробластовъ и, расходясь въ стороны, присоединяются къ нимъ.

Во всѣхъ описанныхъ фибробластахъ уже теперь часто встрѣчаются митозы (рис. 9, f'). Клѣтки скользятъ

и постепенно направляются въ сторону окружающей плазмы.

Тогда какъ на срѣзѣ нормальной лимфоидной ткани отличить ретикулярныя клѣтки отъ фибробластовъ крайне трудно, въ эксплантированномъ кусочкѣ онѣ выступаютъ чрезвычайно отчетливо и выглядятъ совершенно иначе (рис. 9, t). Онѣ поодиночкѣ разбросаны между фибробластами, также, очевидно, примѣняясь къ волокнамъ стромы. Очень неправильно очерченное тѣло ихъ, такъ же, какъ это часто бываетъ и въ организмѣ, сокращено и вмѣстѣ съ тѣмъ кажется набухшимъ. Ядро очень неправильной формы, складчато, блѣдно и лишено ясныхъ ядрышекъ. Протоплазма содержитъ вакуоли и множество угловатыхъ зернышекъ, послѣ ZFEAz пріобрѣтающихъ типичный зеленоватый оттѣнокъ и во многихъ отношеніяхъ напоминающихъ сходныя зерна въ блуждающихъ клѣткахъ въ покоѣ обыкновенной соединительной ткани. Если приготовить культуры въ плазмѣ съ трипановой синькой, то уже черезъ 24 часа всѣ эти клѣтки, такъ же, какъ въ организмѣ, накопляютъ въ себѣ синія капли.

Описанныя ретикулярныя клѣтки очень быстро мобилизуются, освобождаются, становятся амебоидными, образуютъ псевдоподіи и сразу же начинаютъ фагоцитировать. Уже черезъ 6—8 часовъ онѣ всюду по краю кусочка выползаютъ въ плазму, причемъ онѣ и здѣсь (рис. 9, r), такъ же, какъ внутри кусочка (t), безъ всякаго труда отличаются отъ фибробластовъ. Эти амебоидныя мобилизованныя ретикулярныя клѣтки лимфоидной ткани, очевидно, совершенно соотвѣтствуютъ амебоиднымъ элементамъ, возникающимъ въ культурахъ обычной рыхлой соединительной ткани изъ блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ (рис. 6, m), съ тою только разницею, что онѣ здѣсь, въ лимфоидной ткани, находятся въ гораздо большемъ количествѣ, проявляютъ значительно большую жизнеспособность и, повидимому, никогда не накопляютъ въ своей протоплазмѣ крупныхъ ацидофильныхъ зеренъ.

Къ концу первыхъ сутокъ жизни in vitro мы имѣемъ, такимъ образомъ, три рѣзко отграниченныхъ другъ отъ друга клѣточныхъ формы, совершенно соотвѣтствующихъ

нашему апріорному предположенію. О дальнѣйшей судьбѣ ихъ въ культурахъ я скажу здѣсь лишь нѣсколько словъ.

Лимфоциты, выселившіеся въ плазму (рис. 9, l, L, s), а также оставшіеся въ кусочкѣ, въ культурахъ, приготовленныхъ съ простой плазмой, постепенно, въ теченіе нѣсколькихъ (3—4) пересѣвовъ культуры погибаютъ. Однако, за это время, еще въ первой культурѣ, обыкновенно на 4—5 день, они успѣваютъ во многихъ мѣстахъ дифференцироваться въ типичныя плазматическія клѣтки.

Если же приготовлять культуры въ плазмѣ съ примѣсью нѣкоторыхъ тканевыхъ экстрактовъ, то лимфоциты остаются очень долгое время живыми и очень успѣшно и въ очень разнообразныхъ направленіяхъ прогрессивно развиваются in vitro. Чрезвычайно интереснымъ и важнымъ примѣромъ одного изъ такихъ направленій развитія служитъ ихъ превращеніе путемъ гипертрофіи въ большіе амебоидные полибласты (рис. 10, s), совершенно сходные съ тѣми, которые развиваются изъ выселяющихся въ плазму уже въ первые часы ретикулярныхъ клѣтокъ. Такимъ образомъ здѣсь, in vitro, осуществляется еще одно явленіе, наблюдаемое въ организмѣ при воспаленіи—прогрессивное превращеніе лимфоцитовъ въ большіе одно- и круглоядерные фагоциты съ характеромъ макрофаговъ, въ типичные большіе полибласты (Максимовъ 55).

Судьба фибробластовъ въ культурахъ лимфоидной ткани совершенно сходна съ судьбой фибробластовъ обыкновенной рыхлой соединительной ткани. Описанныя выше клѣтки (рис. 9 и 10, f), увеличиваясь, принимаютъ типичную веретенообразную, копьевидную или отростчатую форму, быстро выростаютъ въ радіальномъ направленіи въ плазму, энергично размножаются и образуютъ къ 4—5 дню жизни in vitro широкій поясъ новой ткани. Въ ихъ протоплазмѣ обычнымъ путемъ накопляются вышеописанныя грубыя зерна и жиръ. Въ петляхъ образованной ими сѣти залегаютъ безчисленныя массы дегенерирующихъ или развивающихся лимфоцитовъ и ретикулярныя клѣтки.

При пересѣвахъ фибробласты и здѣсь проявляютъ способность неопредѣленно долго жить и развиваться

in vitro. Въ первыхъ 3--4 очередяхъ культуръ они еще сопровождаются лимфоцитами и ретикулярными клѣтками. Въ дальнѣйшемъ же они остаются въ чистой культурѣ и тогда такую культуру совершенно нельзя отличить отъ культуры фибробластовъ, полученной изъ простой рыхлой соединительной ткани.

Судьба мобилизованныхъ и выползшихъ въ качествѣ амебоидныхъ фагоцитирующихъ полибластовъ въ плазму ретикулярныхъ клѣтокъ въ общемъ соотвѣтствуетъ тому, что выше сказано для амебоцитовъ въ культурахъ обыкновенной соединительной ткани, только они еще энергичнѣе размножаются, и продукты ихъ дифференцировки и развитія болѣе сложны и разнообразны, чѣмъ тамъ, особенно при примѣненіи плазмы съ тканевыми экстрактами. Весьма часто и охотно они образуютъ путемъ сліянія многоядерныя гигантскія клѣтки. Въ видѣ указанія на свое происхожденіе изъ ретикулярныхъ клѣтокъ, полибласты эти еще долгое время сохраняютъ въ своей протоплазмѣ окрашивающіяся въ зеленоватый цвѣтъ послѣ ZFEAz зернышки. Въ плазмѣ съ трипановой синькой они также часто накапливаютъ въ себѣ синія зерна.

При пересѣвахъ культуръ ретикулярные полибласты тоже постепенно вымираютъ, хотя подчасъ могутъ быть доказаны въ видѣ крупныхъ, наполненныхъ большимъ количествомъ жира клѣтокъ еще послѣ 5 пересѣвовъ.

2. Ткань селезенки.

Ткань селезенки очень многимъ авторамъ служила для приготовленія культуръ. Въ моихъ опытахъ она дала результаты, очень сходные съ тѣми, которые только что были описаны для лимфатическихъ узловъ, что и понятно, въ виду большого соотвѣтствія клѣточныхъ элементовъ. Въ культурахъ селезенки также раньше всего получается эмиграція, съ одной стороны лимфоцитовъ, съ другой— ретикулярныхъ клѣтокъ и, такимъ образомъ, получаются многочисленные полибласты. Затѣмъ, къ концу перваго дня, начинается выростаніе въ радіальномъ направленіи копьевидныхъ фибробластовъ.

При пересѣвахъ и здѣсь фибробласты обычнаго типа оказываются постоянной „безсмертной“ клѣточной формой, тогда какъ блуждающіе элементы постепенно вымираютъ.

3. Ткань костнаго мозга.

Мнѣ пока не удалось приготовить удовлетворительныхъ культуръ изъ костнаго мозга взрослаго кролика, повидимому, вслѣдствіе богатства ткани большими жировыми клѣтками. Зато при посѣвахъ въ плазму взрослаго животнаго частицъ костнаго мозга изъ бедра новорожденнаго кролика получился ростъ чрезвычайно быстрый и обильный, значительно превзошедшій то, что наблюдалось въ другихъ, описанныхъ выше объектахъ.

Въ виду своеобразныхъ данныхъ, приводимыхъ Foot (31) и Champy и Kritch (23) о будто бы наблюдаемой въ культурахъ костнаго мозга и крови анаплязіи зернистыхъ лейкоцитовъ, съ ихъ обратнымъ превращеніемъ въ незернистые, т. е. лимфоидные элементы, мною было первымъ дѣломъ обращено особое вниманіе именно на судьбу этихъ элементовъ.

Въ теченіе перваго же дня изъ эксплатированнаго кусочка, состоящаго изъ эндохондральной губчатой кости и эмбріональной міэлоидной ткани, выползаетъ громадное количество какъ зернистыхъ, такъ и незернистыхъ блуждающихъ элементовъ, быстро распространяющихся по всей висячей каплѣ.

Зернистыя клѣтки, міэлоциты и лейкоциты разныхъ сортовъ, преимущественно псевдоэозинофильные, здѣсь оказываются очень живучими, и еще черезъ 5 дней можно найти не только много живыхъ клѣтокъ такого рода, но и митотически дѣлящіеся міэлоциты. Но большинство этихъ клѣтокъ все-таки постепенно перерождается и погибаетъ. Какихъ либо признаковъ обратной дифференцировки, въ смыслѣ Foot и Champy, мнѣ найти не удалось.

Незернистые амебоидные элементы въ культурахъ костнаго мозга новорожденнаго кролика чрезвычайно многочисленны, энергично размножаются и крайне разнообразны; встрѣчаются всѣ формы съ постепенными между

ними переходами отъ малыхъ лимфоцитовъ до большихъ полибластовъ съ характеромъ макрофаговъ. Выясненію происхожденія этихъ элементовъ будетъ посвящена другая работа.

Фибробласты, митотически размножаясь и разростаясь радіально въ плазму, уже черезъ 2 дня окружаютъ экспланти-рованный кусочекъ широкимъ поясомъ новообразованной ткани, состоящей изъ вѣтвистыхъ, сѣтеобразно сплетающихся клѣтокъ. Черезъ 4 дня ширина этого пояса достигала уже 2 миллиметровъ и ткань пріобрѣтала очень густой характеръ. Въ промежуткахъ между фибробластами всюду располагались вышеописанныя блуждающія клѣтки.

Въ костномъ мозгу новорожденнаго кролика еще нѣтъ жировыхъ клѣтокъ (ср. Максимовъ, 62). Нѣтъ ихъ поэтому и въ эксплантированномъ кусочкѣ въ теченіе первыхъ 2 дней. Но скоро въ протоплазмѣ энергично размножающихся in vitro фибробластовъ костнаго мозга, помимо уже знакомыхъ намъ грубыхъ ацидофильныхъ зеренъ, начинаетъ отлагаться жиръ въ значительномъ количествѣ. Въ культурахъ, обработанныхъ in toto FS, всѣ фибробласты, особенно въ центрѣ культуры, продолжая размножаться, на 4 или 5 день оказываются переполненными массой красныхъ капель, частью очень крупныхъ. Не рѣдкость даже типичныя перстневидныя жировыя клѣтки. Мы имѣемъ здѣсь, слѣдовательно, передъ собою примѣръ образованія жировыхъ клѣтокъ in vitro изъ эмбріональныхъ фибробластовъ—процессъ, замѣченный въ культурахъ костнаго мозга уже Foot (30) и какъ разъ обратный той анаплазіи жировыхъ клѣтокъ, которая выше описана для культуръ взрослой рыхлой соединительной ткани. Очевидно, что фибробласты костнаго мозга новорожденнаго животнаго уже отличаются отъ фибробластовъ въ другихъ мѣстахъ организма совершенно специфической потенціей развитія.

При пересѣвахъ культуръ костнаго мозга новорожденнаго кролика вначалѣ сохраняется чрезвычайно энергичное размноженіе фибробластовъ и они попрежнему проявляютъ свою наклонность къ превращенію въ жировыя клѣтки. Длиннаго ряда пересѣвовъ этихъ культуръ я

пока сдѣлать не успѣлъ, но послѣ 6 пересѣвовъ размноженіе фибробластовъ стало всетаки уже значительно менѣе энергичнымъ. Образованіе жира въ нихъ къ этому времени тоже уже почти прекратилось и весь типъ клѣтокъ сталъ опять-таки вполнѣ сходнымъ съ вышеописанными типичными грубо-зернистыми фибробластами, характерными для „безсмертныхъ“ культуръ.

Послѣ 6 пересѣва зернистыхъ клѣтокъ уже вовсе не было, но различныя формы полибластовъ, большею частью въ видѣ макрофаговъ и гигантскихъ клѣтокъ, еще находились въ культурахъ, хотя и въ небольшомъ количествѣ.

4. Серозныя оболочки, брыжейка.

Въ качествѣ серозной оболочки мною была нарочно выбрана брыжейка, а не сальникъ, для того, чтобы имѣть дѣло по возможности съ простымъ объектомъ. Культуры брыжейки дали очень интересные результаты, о которыхъ будетъ сообщено отдѣльно. Теперь достаточно сказать, что послѣ извѣстнаго числа пересѣвовъ и здѣсь остался обычный типъ знакомыхъ уже намъ зернистыхъ фибробластовъ въ чистой культурѣ.

5. Клѣтки брюшного выпота.

Мною былъ произведенъ рядъ опытовъ съ посѣвами въ кровяной плазмѣ клѣтокъ, взвѣшенныхъ въ жидкости брюшной полости. Такъ какъ ихъ у нормальнаго животнаго очень мало, то я обыкновенно предварительно вызывалъ искусственно появленіе богатаго клѣтками выпота, впрыскивая въ брюшную полость за 3 дня до опыта оспенную лимфу или эмульсію изъ алевроната.

Уже первые опыты сразу дали положительный результатъ въ томъ смыслѣ, что изъ части клѣтокъ перитонеальной жидкости получились маленькія колоніи веретенообразныхъ или отростчатыхъ фибробластовъ, быстро разроставшіяся далѣе и въ сущности совершенно сходныя съ тѣми, которыя выростали изъ фибробластовъ обыкновенной рыхлой соединительной ткани. Картины этихъ куль-

туръ слегка напоминали описаніе и рисунки Авророва и Тимофеевскаго (2). Я не успѣлъ еще прослѣдить подробно дальнѣйшую судьбу этихъ клѣтокъ, но во всякомъ случаѣ убѣдился въ томъ, что онѣ, такъ же, какъ и фибробласты другого происхожденія, вполнѣ способны къ постоянному существованію внѣ организма съ помощью пересѣвовъ.

VI. Заключеніе.

Изъ описанныхъ фактовъ можно сдѣлать рядъ выводовъ, имѣющихъ значеніе какъ общебіологическое, такъ и спеціально гистологическое, для ученія о гистогенезѣ соединительнотканныхъ элементовъ и о ихъ отношеніяхъ другъ къ другу.

Что зародышевыя ткани млекопитающихъ и птицъ и на первомъ планѣ именно соединительная ткань, будучи помѣщены въ подходящую питательную среду внѣ организма, могутъ энергично размножаться, это стало яснымъ послѣ первыхъ же изслѣдованій Harrison (34 — 37), Carrel (7—15) и Burrows (4, 5). Что здѣсь имѣется не только сохраненіе въ живомъ состояніи внѣ организма, какъ сперва думали нѣкоторые авторы (Jolly 43, Dilger 25), но настоящій ростъ ткани, зависящій отъ размноженія клѣтокъ, доказано было, помимо нахожденія митозовъ въ культурахъ, просто тѣмъ обстоятельствомъ, что при достаточной продолжительности жизни in vitro, при повторяемыхъ много разъ пересѣвахъ, удавалось получить въ общей сложности во всѣхъ многочисленныхъ культурахъ массу новой ткани, во много разъ превосходившую массу первоначально эксплантированной ткани. Изслѣдованія Carrel (8, 14) и Ebeling (29) затѣмъ показали, что естественной границы для жизни зародышевой соединительной ткани курицы in vitro, повидимому, не существуетъ и что элементы ея способны непрерывно размножаться все дальше и дальше, если только внѣшнія условія для этого остаются благопріятными. Были получены культуры ткани, которую на основаніи пока имѣющихся

наблюденій можно съ извѣстнымъ правомъ назвать „безсмертной“.

Въ дальнѣйшемъ, какъ мы видѣли выше, въ обзорѣ литературы, было показано рядомъ авторовъ, что въ извѣстныхъ случаяхъ in vitro могутъ развиваться и ткани взрослаго организма позвоночныхъ и на первомъ планѣ и здѣсь соединительная ткань. Мои изложенныя въ настоящей работѣ изслѣдованія имѣли главной своей задачей изученіе именно этого явленія.

Оказалось, дѣйствительно, что соединительнотканные элементы взрослаго млекопитающаго растутъ и размножаются въ кровяной плазмѣ in vitro и что главное участіе въ этомъ развитіи принимаютъ фибробласты. Мало того, при повторяющихся черезъ извѣстные промежутки времени пересѣвахъ въ свѣжую плазму, даже безъ всякой примѣси какихъ бы то ни было возбуждающихъ ростъ тканевыхъ экстрактовъ, фибробласты эти продолжаютъ повидимому безгранично расти и размножаться, такъ же, какъ это уже раньше стало извѣстно для клѣтокъ зародышевой соединительной ткани—по крайней мѣрѣ пока не удалось найти границы этого роста. Ясно, слѣдовательно, что въ элементахъ соединительной ткани взрослаго млекопитающаго, именно въ фибробластахъ, въ латентномъ, потенціальномъ состояніи существуетъ способность расти и размножаться неопредѣленно долгое время, способность, въ самомъ организмѣ проявляемая лишь въ исключительныхъ, ненормальныхъ случаяхъ, и то большею частью въ очень ограниченномъ размѣрѣ, напр. при воспаленіи.

Если мы видимъ, что фибробласты во взрослomъ организмѣ млекопитающаго при нормальныхъ условіяхъ никогда не размножаются, а будучи перенесены въ питательную среду in vitro вдругъ начинаютъ дѣлиться и развиваться, образуя все новыя и новыя массы ткани, то очевидно, что причиною послѣдняго являются совершенно новыя, необычныя для клѣтокъ внѣшнія условія существованія, освобождающія латентную потенцію развитія. Химическіе и физическіе факторы новой среды, окружающей клѣтки, могутъ дѣйствовать въ этомъ смыслѣ прямо раздражающимъ, стимулирующимъ образомъ. Но вѣроятнѣе всего, что

главное значеніе имѣетъ при этомъ внезапное удаленіе всѣхъ регулирующихъ и сдерживающихъ моментовъ, исходящихъ внутри организма отъ остальныхъ элементовъ тѣла.

Весьма трудно опредѣлить сущность тѣхъ процессовъ превращенія и развитія, которые происходятъ въ ткани взрослаго организма in vitro и тѣ принципіальныя различія или сходства, которыя существуютъ между ними и процессами, извѣстными для нормальнаго организма. Назвать ростъ элементовъ in vitro атипическимъ мы едва ли имѣемъ право; имѣющіеся здѣсь клѣточные типы въ общемъ сохраняютъ свои особенности и не даютъ совершенно новыхъ, неизвѣстныхъ для организма формъ—это въ полной мѣрѣ относится какъ разъ и къ фибробластамъ. Правда, въ образованной in vitro ткани я еще пока не могъ наблюдать развитія волокнистаго промежуточнаго вещества, коллагена, и внутренняя структура фибробластовъ пріобрѣтаетъ нѣкоторыя своеобразныя особенности, но характерная внѣшняя форма и строеніе ядра сохраняются неизмѣнными.

Нѣкоторые авторы (Champy 18—21), какъ мы видѣли, указывали на „обратную дифференцировку“, на „анаплязію“, какъ на будто бы доминирующее въ культурахъ явленіе, одинаково характерное какъ для зародышевыхъ, такъ и для взрослыхъ тканей in vitro. Дѣйствительно, изъ вышеприведеннаго описанія видно, что и въ моихъ культурахъ рыхлой соединительной ткани жировыя клѣтки теряли жиръ и возвращались къ типу фибробластовъ, а также, повидимому, происходило и обратное превращеніе эндотелія кровеносныхъ сосудовъ въ тѣ же самые обыкновенные фибробласты. Возможно затѣмъ, что Champy правъ и относительно обратной дифференцировки гладкихъ мышечныхъ клѣтокъ въ простыя соединительнотканныя клѣтки in vitro—въ этомъ отношеніи я еще не могу высказать своего собственнаго мнѣнія, такъ какъ располагаю слишкомъ малымъ соотвѣтственнымъ матеріаломъ. Но все-таки едва ли возможно обобщать такіе факты и считать обратную дифференцировку главной характерной для жизни in vitro чертой. Мы видѣли, что всѣ главные

виды клѣтокъ соединительной ткани, именно фибробласты, полибласты и лимфоциты, вовсе не переходятъ въ концѣ концовъ всѣ безразлично въ одну общую индифферентную клѣточную форму, какъ это будто бы происходитъ, по Champy, даже съ эпителіемъ и соединительной тканью, а остаются отдѣльными клѣточными формами, каждая со своей особой судьбой. Если они частью и превращаются другъ въ друга, какъ напр. лимфоциты въ полибласты, то только при особыхъ условіяхъ и притомъ тѣмъ же самымъ способомъ, какъ это наблюдается и въ организмѣ.

Напротивъ того, несомнѣнно, что во многихъ случаяхъ in vitro можетъ происходить какъ разъ обратное—дифференцирующее развитіе элементовъ, съ образованіемъ новыхъ, болѣе спеціальныхъ и сложныхъ клѣточныхъ формъ, причемъ результаты этого развитія обусловливаются какъ предсуществующимъ характеромъ самихъ клѣтокъ, такъ и встрѣчаемыми послѣдними въ культурахъ внѣшними условіями. Примѣромъ только что сказаннаго можетъ служить указанное выше образованіе плазматическихъ клѣтокъ изъ лимфоцитовъ въ культурахъ ткани лимфатическихъ узловъ, образованіе гигантскихъ клѣтокъ изъ полибластовъ, образованіе молодыхъ жировыхъ клѣтокъ изъ фибробластовъ костнаго мозга. Такъ какъ фибробласты другого происхожденія, какъ мы видѣли, при тѣхъ же самыхъ условіяхъ in vitro не превращаются въ жировыя клѣтки, то въ послѣднемъ приведенномъ случаѣ очевидно имѣется примѣръ того, какъ предсуществующія спеціальныя качества клѣтокъ, въ моментъ эксплантированья еще ничѣмъ не проявляющіяся, латентныя, затѣмъ, несмотря на совершенно ненормальныя внѣшнія условія, все-таки сказываются и опредѣляютъ качество продукта дифференцировки.

Что касается способа размноженія клѣточныхъ элементовъ in vitro, то я до сихъ поръ во всѣхъ безъ исключенія случаяхъ, гдѣ имѣло мѣсто дѣйствительно настоящее продуктивное размноженіе клѣтокъ, могъ констатировать только типичный каріокинезъ. Несмотря на отмѣченныя уже выше указанія очень многихъ авторовъ на быстрое размноженіе клѣтокъ путемъ амитоза in vitro

(Champy 19, Drew 28, Sundwall 67, Foot 30, 31), я склоненъ объяснять эти картины амитоза неудовлетворительной техникой.

Само собою разумѣется, что чего либо подобнаго тому, что было описано Grawitz и его учениками въ соединительной ткани in vitro, т. е. новообразованія живого клѣточнаго вещества и даже цѣлыхъ клѣтокъ изъ волокнистаго промежуточнаго вещества я никогда не наблюдалъ и считаю и здѣсь единственнымъ возможнымъ объясненіемъ такихъ своеобразныхъ результатовъ совершенно негодные методы изслѣдованія.

Прежде, чѣмъ перейти къ оцѣнкѣ спеціально гистологическихъ результатовъ настоящей работы, умѣстно будетъ въ самыхъ общихъ чертахъ напомнить нѣкоторыя данныя современнаго ученія о гистогенезѣ соединительной ткани (Максимовъ 60—62).

Вначалѣ у зародыша млекопитающихъ имѣется мезенхима изъ совершенно одинаковыхъ, индифферентныхъ, веретенообразныхъ и отростчатыхъ клѣтокъ. Часть ихъ превращается, уплощаясь, въ эндотелій сосудовъ. Другая, изолируясь и округляясь, даетъ круглыя блуждающія клѣтки лимфоциты. Если лимфоциты находятся внутри сосудовъ, то они считаются кровяными клѣтками, если же они остаются внѣ ихъ, въ самой мезенхимѣ, то они представляютъ собою блуждающіе элементы соединительной ткани. То, что остается отъ мезенхимныхъ клѣтокъ послѣ отщепленія отъ нихъ эндотелія и свободныхъ блуждающихъ элементовъ, и представляетъ собою фибробласты; они образуютъ основу соединительной ткани разныхъ видовъ въ организмѣ.

Во взрослomъ организмѣ фибробласты (съ эндотеліемъ сосудовъ), повидимому, довольно рѣзко отграничены отъ блуждающихъ элементовъ. Могутъ ли послѣдніе (хотя бы, напр., въ формѣ лимфоцитовъ, Downey и Weidenreich 27) и здѣсь еще постоянно заново образовываться изъ фибробластовъ, пока еще не рѣшено окончательно.

Съ самыхъ раннихъ періодовъ развитія блуждающіе элементы имѣютъ очень разнообразный гистологическій видъ; тѣмъ не менѣе они потенціально всѣ равнозначны.

Гистологическія различія ихъ непостоянны и зависятъ по всей вѣроятности лишь отъ различія внѣшнихъ условій существованія, въ которыхъ находятся отдѣльныя клѣтки; кромѣ того, эти различные типы всегда связаны постепенными переходными формами. Наиболѣе часто встрѣчаются и наиболѣе обычны, какъ у зародыша болѣе позднихъ стадій развитія, такъ и во взрослomъ организмѣ, двѣ типичныя гистологическія формы блуждающихъ элементовъ—лимфоцитъ и блуждающая клѣтка въ покоѣ.

У зародыша млекопитающаго не слишкомъ ранней стадіи развитія всюду въ тѣлѣ, въ обыкновенной рыхлой соединительной ткани, между фибробластами, разбросаны въ очень большомъ количествѣ довольно крупныя, богатыя протоплазмой, амебоидныя клѣтки съ круглымъ или бобовиднымъ ядромъ (Максимовъ 60, 61). Большая часть этихъ амебоцитовъ въ позднихъ стадіяхъ эмбріональной жизни постепенно становится опять неподвижной; клѣтки вытягиваются или уплощаются, образуютъ отростки и во взрослomъ организмѣ въ рыхлой соединительной ткани сохраняются въ видѣ т. н. блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ (клазматоцитовъ по терминологіи Ranvier).

Мною уже давно была высказана мысль, что совершенно аналогичные этимъ блуждающимъ клѣткамъ въ покоѣ элементы, съ вполнѣ сходными гистологическими и біологическими свойствами, разсѣяны въ организмѣ, кромѣ того, и въ разныхъ другихъ, спеціальныхъ видахъ соединительной ткани—сюда относятся ретикулярныя клѣтки стромы лимфоидной и міэлоидной ткани, Купферовскія клѣтки печени, часть эндотелія сосудовъ надпочки, клѣтки taches laiteuses сальника и т. под. Всѣ эти элементы, такъ же какъ блуждающія клѣтки въ покоѣ въ обыкновенной рыхлой соединительной ткани, при воспаленіи мобилизуются и превращаются въ амебоидные фагоцитирующіе полибласты, гигантскія клѣтки и т. д. (Бабкина 3). Всѣ они одинаково реагируютъ на прижизненную окраску трипановой и изаминовой синькой, накопляя въ своей протоплазмѣ большое количество этихъ красокъ (Чашинъ 68). Всѣ они, такимъ образомъ, являются настоящими нефрофагоцитами.

Лимфоциты самостоятельно размножаются въ особыхъ, болѣе или менѣе рѣзко отграниченныхъ участкахъ соединительной ткани, въ лимфоидныхъ и міэлоидныхъ органахъ и отсюда разносятся по организму съ лимфой и съ кровью, а также всюду блуждаютъ по соединительной ткани.

Aschoff (1) и Kiyono (44, 45), подтвердившіе всѣ найденныя мною, Бабкиной и Чашинымъ данныя относительно прижизненной окраски блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ и ретикулярныхъ, ихъ участія въ воспаленіи и т. д., и также объединившіе ихъ въ одну группу подъ именемъ гистіоцитовъ, отрицаютъ всякую генетическую связь между ними и лимфоцитами. По нашимъ же изслѣдованіямъ лимфоциты при подходящихъ условіяхъ могутъ, гипертрофируясь и дифференцируясь, превращаться въ самыя разнообразныя формы блуждающихъ элементовъ, въ полибласты, блуждающія клѣтки въ покоѣ и т. д. и получать всѣ свойства гистіоцитовъ Aschoff и Kiyono, на первомъ планѣ способность къ фагоцитозу и къ накопленію въ протоплазмѣ опредѣленныхъ красящихъ веществъ въ (коллоидномъ) растворѣ. По нашему мнѣнію лимфоциты, такимъ образомъ, вовсе не рѣзко отграничены отъ остальныхъ формъ блуждающихъ элементовъ взрослаго организма, а представляютъ собою лишь одну изъ функціональныхъ формъ, въ которыхъ могутъ являться послѣдніе, именно форму, принаровленную къ особенно легкой и быстрой пересылкѣ на далекія разстоянія въ организмѣ съ токомъ крови или лимфы.

Какъ я и ожидалъ, мои изслѣдованія развитія разныхъ видовъ соединительной ткани взрослаго организма in vitro дали полное подтвержденіе высказаннымъ мною только что положеніямъ.

Фибробласты оказались довольно рѣзко изолированной отъ блуждающихъ элементовъ клѣточной формой. Такъ же какъ въ организмѣ, напр. при воспаленіи въ обыкновенной соединительной ткани, и in vitro они не превращаются въ амебоциты. Вмѣстѣ съ тѣмъ, хотя въ организмѣ, въ позднихъ стадіяхъ рубцеванія, часть осѣдлыхъ полибластовъ, быть можетъ, въ концѣ концовъ и превра-

щается въ фибробласты (Максимовъ 55), но in vitro фибробласты никогда не возникаютъ изъ какихъ бы то ни было блуждающихъ элементовъ.

Болѣе близкія генетическія отношенія были in vitro проявлены фибробластами лишь по отношенію къ эндотелію—эндотелій сосудовъ, сперва дававшихъ въ культурахъ отпрыски, затѣмъ, повидимому, обратно превращался въ обыкновенные фибробласты. Это, впрочемъ, понять и не трудно, такъ какъ эндотелій въ сущности представляетъ собою лишь особымъ образомъ измѣненные фибробласты. Сходныя же данныя получены и относительно жировыхъ клѣтокъ.

Изъ всѣхъ клѣточныхъ элементовъ соединительной ткани взрослаго организма фибробласты оказались самыми прочными и жизнеспособными. Въ первые дни жизни in vitro, кромѣ нихъ, развиваются и блуждающіе элементы. Но затѣмъ послѣдніе, при повторяющихся пересадкахъ, всегда неизмѣнно рано или поздно исчезаютъ, подвергаясь постепенно дегенераціи, и въ посѣвахъ всѣхъ видовъ соединительной ткани безъ исключенія, въ концѣ концовъ, остаются въ чистой культурѣ одни только фибробласты, сохраняющіе, повидимому, неопредѣленно долгое время способность къ размноженію.

Затѣмъ оказалось, что измѣненія, претерпѣваемыя in vitro блуждающими клѣтками въ покоѣ обыкновенной рыхлой соединительной ткани, именно превращеніе въ амебоидные полибласты, совершенно тождественны съ измѣненіями ретикулярныхъ клѣтокъ лимфоидной и міэлоидной ткани при тѣхъ же условіяхъ. Эти послѣднія также мобилизуются и выползаютъ въ плазму въ качествѣ полибластовъ. Какъ тѣ, такъ и другія и внѣ организма при наличности трипановой синьки въ окружающей ихъ средѣ накопляютъ въ своей протоплазмѣ эту краску. Весьма вѣроятно, что если взять для посѣвовъ частицу печени съ Купферовскими клѣтками, то и изъ этихъ послѣднихъ также получатся совершенно сходныя амебоидныя клѣтки.

Въ патологической гистологіи происхожденіе очень многихъ аномальныхъ клѣточныхъ формъ принято сво-

дить на эндотелій кровеносныхъ и лимфатическихъ сосудовъ, на эндотелій лимфатическихъ синусовъ въ лимфатическихъ узлахъ и т. п. Изъ эндотелія будто бы развиваются такъ называемыя эпителіоидныя или эндотеліоидныя клѣтки, макрофаги, гигантскія клѣтки и т. д. Нѣтъ сомнѣнія, что здѣсь, какъ на это справедливо указалъ еще въ новѣйшее время Downey (26), имѣется явное злоупотребленіе терминомъ „эндотелій", безъ яснаго представленія о томъ, что онъ означаетъ. Созданныя въ патологической гистологіи представленія перенесены были затѣмъ и въ оцѣнку картинъ, даваемыхъ культурами тканей in vitro и мы, дѣйствительно, видѣли выше, что рядъ авторовъ (Congdon 24, Drew 28 и мн. др.) и здѣсь прямо сводилъ происхожденіе многихъ клѣточныхъ формъ на тотъ же проблематическій источникъ—эндотелій.

Обыкновенный эндотелій кровеносныхъ (а вѣроятно и лимфатическихъ) сосудовъ очень близко стоитъ къ фибробластамъ и соотвѣтственно съ этимъ мы и видимъ, что при воспаленіи, а также in vitro, клѣтки его легко и быстро примыкаютъ въ своемъ развитіи къ фибробластамъ и перестаютъ отъ нихъ отличаться. Никакихъ другихъ клѣточныхъ формъ, тѣмъ болѣе блуждающихъ элементовъ, простой эндотелій во взрослomъ организмѣ дать не въ состояніи. Амебоциты въ культурахъ лимфоидной и міэлоидной ткани (такъ же, какъ и при воспаленіи этихъ тканей) развиваются вовсе не изъ эндотелія, а изъ ретикулярныхъ клѣтокъ, которыя, конечно, тоже частью выстилаютъ полости, служащія для тока лимфы, но съ эндотеліемъ не тождественны, принадлежа къ группѣ блуждающихъ элементовъ.

Въ культурахъ лимфоидной и міэлоидной ткани, приготовленныхъ съ чистой гипотонической плазмой, лимфоциты, хотя и остаются долгое время живыми и даже размножаются, но не проявляютъ прогрессивнаго дифференцирующаго развитія и продолжаютъ быть рѣзко отграниченными отъ другихъ блуждающихъ элементовъ и спеціально отъ амебоидныхъ полибластовъ, возникшихъ изъ ретикулярныхъ клѣтокъ. Лишь нѣкоторые изъ нихъ превращаются въ плазматическія клѣтки. Казалось бы, что

это говоритъ въ пользу выше цитированнаго ученія Aschoff и Kiyono. Однако, въ дѣйствительности дѣло обстоитъ иначе.

Какъ уже было показано Бабкиной (3), лимфоциты въ лимфоидной ткани и при воспаленіи реагируютъ лишь очень медленно и далеко не такъ быстро превращаются въ полибласты, какъ при воспаленіи въ рыхлой соединительной ткани, куда они при этомъ эмигрируютъ изъ сосудовъ—тоже фактъ, говорящій какъ бы противъ сближенія ихъ съ гистіоцитами. Но причина этого, вѣроятно, та (Максимовъ 59), что они здѣсь находятся на мѣстѣ своего развитія, всѣ еще молоды и недостаточно зрѣлы для проявленія своихъ потенцій развитія. Кромѣ того, для этого проявленія требуются, очевидно, еще подходящія условія со стороны химизма среды и этихъ условій въ лимфоидной ткани, надо полагать, также налицо не имѣется.

Для того, чтобы лимфоциты могли прогрессивно развиваться, они должны, во-первыхъ, созрѣть, а главное—они должны попасть въ спеціальныя, благопріятныя для этого условія. Въ организмѣ они переводятся въ кровь, разносятся по разнымъ тканямъ и тамъ указанныя требованія въ очень многихъ несомнѣнныхъ случаяхъ осуществляются. Въ культурахъ же in vitro такія условія можно создать искусственно, примѣняя, вмѣсто чистой гипотоничной плазмы, плазму съ примѣсью тканевыхъ экстрактовъ. Въ такихъ культурахъ, какъ мы частью уже видѣли и какъ я еще подробно изложу въ другой работѣ, лимфоциты проявляютъ весьма большую жизнеспособность и при своемъ дифференцирующемъ развитіи даютъ очень разнообразныя клѣточныя формы и, между прочимъ, превращаются въ точно такіе же амебоидные полибласты, какіе тутъ же возникаютъ прямо путемъ мобилизаціи ретикулярныхъ клѣтокъ.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. VII—IX.

Табл. VII.

Рис. 1. Секторъ изъ края культуры соединительной ткани молодого кролика, 5 дней. У а видна густая, богатая ядрами соединительная ткань, съ неправильно расширенными кровеносными сосудами (v), содержащими распадающіеся остатки эритроцитовъ и лейкоцитовъ. Вправо изъ этой ткани въ массу фибрина (на рисункѣ не изображеннаго) продвигаются элементы двоякаго рода. Первые—фибробласты (f), большею частью длинные, веретенообразные, рѣже уплощенные на поверхности фибрина или стекла и тогда угловатые или совсѣмъ безъ рѣзкихъ границъ; въ фибробластахъ частые митозы (f'). Вторые—рѣзко амебоидныя, блуждающія клѣтки (m) большей или меньшей величины, также иногда съ митозами (m'); попадаются и дегенеративныя формы. Изъ старыхъ сосудовъ развиваются типичные заостренные выросты.

Препаратъ in toto; фиксація Z, окраска HEos. Апохроматъ Zeiss 8 милл., комп. ок. 6.

Рис. 2. Культура соединительной ткани взрослаго кролика, проведенная въ теченіе 39 дней черезъ 7 пересадокъ; послѣ послѣдней пересадки 4 дня. Изъ щелей между массами плотнаго стараго фибрина (p) въ окружающій свѣжій фибринъ, имѣющій обычное рыхлое сѣтчатое строеніе и изображенный лишь въ участкѣ, ближайшемъ къ старому фибрину, выростаютъ длинныя, веретенообразныя, рѣже многоотростчатыя или плоскія клѣтки одного типа, именно фибробласты. Въ протоплазмѣ ихъ видны всюду въ большемъ или меньшемъ количествѣ грубыя, круглыя зерна, получающія послѣ EAz розовый цвѣтъ. Въ x виденъ митозъ въ такой клѣткѣ. Кое-гдѣ остатки распавшихся клѣтокъ.

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 8 милл., комп. ок. 6.

Рис. 3. Рыхлая соединительная ткань взрослаго кролика, 2 дня послѣ эксплантаціи въ плазму. Въ фибробластахъ (f) протоплазма является частью вакуолизированной (растворенный жиръ); частью же въ ней накопляются описанныя въ текстѣ мелкія и крупныя зерна. Въ f' митозъ сократившагося фибробласта. Кромѣ того видна группа изъ 8 блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ (b), протоплазма которыхъ густо набита крупными круглыми зернами, окрашенными эозиномъ въ розовый цвѣтъ; между послѣдними видны остатки типичныхъ для нормальныхъ элементовъ этого рода угловатыхъ зернышекъ, окрашивающихся EAz въ темно-синій цвѣтъ. Между клѣтками видны коллагеновыя волокна.

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. иммерс.), комп. ок. 8.

Рис. 4. Подобный же препаратъ отъ другого животнаго, 5 дней. Фибробласты (f) обычнаго вида, съ вакуолями и зернами. Блуждающія клѣтки въ покоѣ (b) въ этомъ случаѣ проявляютъ рѣзкую активность, становятся амебоидными, образуютъ псевдоподіи и размножаются (b′). Въ протоплазмѣ ихъ и здѣсь видны, хотя и въ гораздо меньшемъ количествѣ, тѣ же самыя грубыя ацидофильныя зерна, нормальныя темныя угловатыя зернышки и, кромѣ того, вакуоли (жировыя капли).

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомогенн. иммерс.), комп. ок. 8.

Рис. 5. Подобный же препаратъ отъ другого животнаго, 5 дней. Фибробласты обычнаго вида съ вакуолями (жировыми каплями) и зернами, здѣсь особенно ясно расположенными внутри свѣтлыхъ вакуолей; d—двѣ жировыя клѣтки, теряющія жиръ и превращающіяся также въ обычные фибробласты; b—группа изъ 3 блуждающихъ клѣтокъ въ покоѣ, изъ которыхъ каждая представляетъ различныя измѣненія; верхняя (лишь частью попавшая въ срѣзъ) сплошь наполнена зернами (такъ же, какъ на фиг. 3); средняя сходна съ такими же клѣтками на рис. 4; нижняя же ясныхъ крупныхъ зеренъ не содержитъ, но зато пронизана круглыми вакуолями, изъ которыхъ въ нѣкоторыхъ видны неясно очерченныя блѣдныя зерна, и снабжена, кромѣ того, неизмѣненной нормальной темной зернистостью.

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомогенн. иммерс.), комп. ок. 8.

Табл. VIII.

Рис. 6. Культура рыхлой соединительной ткани молодого кролика 4 дней; периферическій участокъ. Въ рыхлой сѣти фибрина разбросаны двоякаго рода клѣтки, продвигающіяся отъ эксплантированнаго кусочка къ периферіи (тѣ же, что на рис. 1 изображены подъ слабымъ увеличеніемъ). Фибробласты (f) частью сохраняютъ вполнѣ типичный видъ, частью же (f″) протоплазма ихъ представляется слегка базофильной, своеобразно сокращенной и усажена множествомъ мелкихъ закругленныхъ зубчиковъ. Блуждающія клѣтки (m) имѣютъ характеръ т. н. полибластовъ, содержатъ въ своей протоплазмѣ вакуоли (жиръ) и круглыя, окрашенныя въ блѣднорозовый цвѣтъ зерна различной величины и иногда (хотя и гораздо рѣже, чѣмъ фибробласты) размножаются каріокинезомъ (m′).

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. имм.), комп. ок. 8.

Табл. IX.

Рис. 7. Три клѣтки изъ рыхлой соединительной ткани кролика, 5 дней послѣ эксплантаціи въ плазму; f—фибробластъ, въ протоплазмѣ котораго, между хондріозомами, накопляются грубыя зерна и вакуоли; f′—митозъ фибробласта съ хондріозомами въ протоплазмѣ; b—блуждающая клѣтка въ покоѣ, по состоянію своему соотвѣтствующая

такому же элементу на рис. 5 (b, нижняя клѣтка); рядомъ съ ядромъ сфера, содержащая группу центріолей и окруженная густымъ вѣнкомъ хондріозомъ, частью зеренъ, частью тонкихъ нитей. Остальная протоплазма пронизана вакуолями (жиръ ?) и содержитъ нормальныя, угловатыя, темно окрашивающіяся зернышки.

Фиксація ZF, окраска Eh. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. иммерс.), комп. ок. 12.

Рис. 8. Клѣтка изъ 42-дневной, 8 разъ пересаженной культуры рыхлой соединительной ткани взрослаго кролика (4 дня послѣ послѣдней пересадки). Вся протоплазма наполнена очень крупными, круглыми зернами со свѣтлой серединой и темной (въ натурѣ сѣрожелтой) периферіей; между зернами хондріоконты (въ натурѣ красныя).

Фиксація Ch, окраска K. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. иммерс.), комп. ок. 12.

Рис. 9. Край эксплантированнаго кусочка лимфатическаго узла взрослаго кролика, стадія 24 часовъ. Въ ткани, среди блѣдной, неясно зернистой массы (z), въ которой разсѣяны остатки мертвыхъ клѣтокъ (w), очень ясно различаются 3 рода клѣтокъ. Во-первыхъ, фибробласты (f), совершенно такіе же, какъ въ обыкновенной рыхлой соединительной ткани и также размножающіеся (f'). Во-вторыхъ, ретикулярныя клѣтки (t), совершенно сходныя по внутреннему строенію (и по біологическимъ свойствамъ) съ блуждающими клѣтками въ покоѣ обыкновенной рыхлой соединительной ткани. Въ третьихъ, лимфоциты, малые (l) и большіе (L) съ переходными формами. Кромѣ того, видны остатки сосудовъ, эндотелій которыхъ (e) постепенно вполнѣ примыкаетъ къ фибробластамъ и перестаетъ отъ нихъ отличаться. Всѣ эти клѣтки выселяются изъ эксплантированнаго кусочка въ окружающій фибринъ (h, въ лѣвомъ верхнемъ углу рисунка). При этомъ фибробласты остаются безъ измѣненій, ретикулярныя клѣтки превращаются въ сходные съ полибластами блуждающіе элементы (r), лимфоциты же, въ значительной части долгое время не измѣняясь качественно (l, L), въ нѣкоторой части измѣняются прогрессивно, увеличиваются и получаютъ болѣе обильную и менѣе базофильную протоплазму (s).

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. имм.), комп. ок. 8.

Рис. 10. Культура лимфатическаго узла молодого кролика (3 дня), въ плазмѣ съ примѣсью тканевого экстракта. Въ зонѣ новообразованной ткани среди фибробластовъ (f) видны фиксированные въ состояніи энергичнаго амебоиднаго движенія лимфоциты (l). Часть ихъ увеличивается, при чемъ протоплазма дѣлается обильнѣе и менѣе базофильной (s), такъ что клѣтка становится весьма сходной съ блуждающими полибластическими элементами (r), возникающими изъ ретикулярныхъ клѣтокъ; r' – митозъ клѣтки послѣдняго рода.

Фиксація ZF, окраска EAz. Апохроматъ Zeiss 2 милл. (гомог. имм.), комп. ок. 8.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Aschoff. Ein Beitrag zur Lehre von den Makrophagen etc. Verh. d. deutsch. path. Ges. 16 Tag., Marburg, 1913.
2. Аврoровъ и Тимофеевскій. Опыты культивированія тканей внѣ организма. Томскъ, 1914. То же самое въ Virchow's Archiv, B. 216, 1914.
3. Бабкина. Измѣненія ткани кроветворныхъ органовъ при асептическомъ ихъ воспаленіи. Экспериментальное изслѣдованіе. Дисс., Спб., 1910.
4. Montrose T. Burrows. The tissue culture as a physiological method. Publications of Cornell Univ. Medic. College; Studies from the Departm. of Anatomy, Vol. IV, 1913—1914.
5. Онъ-же. Grafting of normal tissues as dependent on zoological individual affinity: autoplastic, isoplastic, heteroplastic tissue culture in vitro. Publications of Cornell Univ. Medic. College; Studies from the Departm. of Anatomy, Vol. IV, 1913—1914.
6. Busse. Ueber Züchtungsversuche nach Carrel. Bericht über die 17 Tag. d. deutsch. path. Ges., München, 1914. Zentralbl. für allg. Path., B. 25, № 9.
7. Carrel. Die Kultur der Gewebe ausserhalb des Organismus. Berl. klin. Wochenschr., B. 48, 1911.
8. Онъ-же. On the permanent life of tissues outside of the organism. The Journal of Exper. Med., V. 15, 1912.
9. Онъ-же. Pure cultures of cells. The Journal of Exper. Med., V. 16, 1912.
10. Онъ-же. Neue Untersuchungen über das selbständige Leben der Gewebe und Organe. Berl. klin. Wochenschr., 1913, № 24
11. Онъ-же. Neue Fortschritte in der Kultivierung der Gewebe ausserhalb des Organismus. Berl. klin. Wochenschr., B. 49.
12. Онъ-же. Contributions to the study of the mechanism of the growth of connective tissue. The Journal of exper. Medicine, V. 18, 1913.
13. Онъ-же. Artificial activation of the growth in vitro of connective tissue. The Journ. of exper. Medicine, V. 17, 1913.
14. Онъ-же. Present condition of a strain of connective tissue twenty-eight months old. The Journ. of exp. Medicine, V.20, 1914.

15. Carrel и Burrows. Cultivation of tissues in vitro etc. The Journ. of exp. Medicine, V. 13, 1911.
16. Champy. Recherches sur l'absorption intestinale etc. Archives d'Anat. microscopique, T. 13, 1911—12.
17. Онъ-же. Sur les phénomènes cytologiques qui s'observent dans les tissues cultivés en dehors de l'organisme. I. Tissus épithéliaux et glandulaires (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 72, 1912.
18. Онъ-же. La dédifférenciation des tissus, cultivés en dehors de l'organisme. Bibliographie anatomique, T. 23, 1913.
19. Онъ-же. Réapparition d'une prolifération active dans les tissus différenciés d'animaux adultes cultivés en dehors de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 75, 1913.
20. Онъ-же. Notes de biologie cytologique. Quelques résultats de la culture des tissus. I—Généralités; II—le muscle lisse (Note préliminaire). Archives de Zoologie expérimentale, T. 53, Notes et Revue, 1913.
21. Онъ-же. Nouvelles observations de réapparition de la prolifération dans les tissus d'animaux adultes cultivés en dehors de l'organisme (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 75, 1914.
22. Онъ-же. La présence d'un tissu antagoniste maintient la différenciation d'un tissu cultivé en dehors de l'organisme (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 76, 1914.
23. Champy et Kritch. Sur le sort des éléments du sang séparés de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 77, 1914.
24. Congdon. The identification of tissues in artificial cultures. The Anatomical Record, V. 9, 1915.
25. Dilger. Ueber Gewebskulturen in vitro unter besonderer Berücksichtigung der Gewebe erwachsener Tiere. Deut. Zeitschr. f. Chirurgie, B. 120, 1913.
26. Downey. The so-called „endothelial" cells. Anatomical Record, V. 9, 1915.
27. Downey und Weidenreich. Ueber die Bildung der Lymphozyten in Lymphdrüsen und Milz. Arh. f. mikr. Anat., B. 80, 1912.
28. Drew, G. Harold. On the Culture in vitro of some tissues of the adult frog. The Journal of Pathology and Bacteriology, V. 17, 1912—13.
29. Ebeling. The permanent life of connective tissue outside the organism. Journ. of exper. Medicine, V. 17, 1913.
30. Foot, Nathan Chandler. Ueber das Wachstum von Knochenmark in vitro. Experimenteller Beitrag zur Entstehung des Fettgewebes. Zieglers Beiträge, B. 53, 1912.
31. Онъ-же. The growth of chicken bone marrow in vitro and its bearing on haematogenesis in adult life. Journ. of experiment. Medicine, V. 17, 1913.
32. Grawitz, Paul. Abbau und Entzündung des Herzklappengewebes. Berlin, Schoetz, 1914.
33. Grawitz, Schlaefke und Uhlig. Ueber Zellenbildung in Cornea und Herzklappen. Greifswald, Adler, 1913.

34. Harrison, Ross G. Observations on the living developing nerve fiber. Anat. Record, V. 1, 1906—1908.
35. Онъ-же. Further experiments on the development of peripheral nerves. American. Journ. of Anatomy, V. 5, 1906.
36. Онъ-же. The outgrowth of the nerve fiber etc. Journ. of experim. Zoology, V. 9, 1910.
37. Онъ-же. The cultivation of tissues in extraneous media as a method of morphogenetic study. Anatom. Record, V. 6, 1912.
38. Heidenhain, M. Plasma und Zelle, I. Jena, Fischer, 1907.
39. Hertwig, O. Methoden und Versuche zur Erforschung der vita propria abgetrennter Gewebs- und Organstückchen von Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., B. 79, 1912.
40. Hofmann. P. Vitale Färbung embryonaler Zellen in Gewebskulturen. Fol. hämat., Archiv, B. 18, 1914.
41. Игнатовичъ. Жировое перерожденіе in vitro. Извѣстія Петроградской біолог. лабор., т. 15, 1915. То же самое въ Compt. rend. soc. biol., T. 76, 1914.
42. Ingebrigtsen. Regeneration of Axis-Cylinders in vitro. Journ. of experim. Medicine, V. 18, 1913.
43. Jolly. Sur la survie des cellules au dehors de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 69, 1910.
44. Kiyono. Die vitale Karminspeicherung. Jena, Fischer, 1914.
45. Онъ-же. Zur Frage der histiozytären Blutzellen. Fol. häm., I Teil, Archiv, B. 18, 1914.
46. Кронтовскій и Полевъ. Ueber das Auftreten von lipoiden Substanzen in den Gewebskulturen und bei der Autolyse der entsprechenden Gewebe. Zieglers Beiträge, B. 58, 1914.
47. Кулль. Eine Modifikation der Altmann'schen Methode zum Färben der Chondriosomen. Anat. Anz., B. 45, 1913.
48. Lambert, R. A. The production of foreign body giant cells in vitro. Journ. of experim. Medicine, V. 15, 1912.
49. Онъ-же. Variations in the character of growth in tissue cultures. Anat. Record, V. 6, 1912.
50. Lambert und Hanes. Beobachtungen an Gewebskulturen in vitro. Virchows Archiv, B. 211, 1913.
51. Lewis, Marg. Reed and Lewis, Warren H. The cultivation of tissues from chick embryos in solutions of Na Cl, Ca Cl_2, K Cl and Na H $C0_3$. Anat. Record, V. 5, 1911.
52. Они-же. The cultivation of chick tissues in media of known chemical constitution. Anat. Record, V. 6, 1912.
53. Они-же. Membrane formations from tissues transplanted into artificial media. Anat. Record, V. 6, 1912.
54. Они-же. Mitochondria and other cytoplasmic structures in tissue cultures. Amer. Journ. of Anatomy, V. 17, 1915.
55. Максимовъ, A. Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Zieglers Beiträge, Supplement 5, 1902.

56. Онъ-же. Ueber entzündliche Bindegewebsneubildung bei der weissen Ratte etc. Zieglers Beiträge, B. 35, 1903.
57. Онъ-же. Die Histiogenese der Entzündung. Verhandl. des 16. internationalen Mediz. Kongresses, Budapest, 1909.
58. Онъ-же. Ueber die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikrosk. Anat., B. 67, 1906.
59. Онъ-же. Der Lymphozyt als gemeinsame Stammzelle der verschiedenen Blutelemente etc. Fol. häm., B. 8, 1909.
60. Онъ-же. Ueber die Entwicklung der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo. Fol. hämat., B. 4, 1907.
61. Онъ-же. Untersuchungen über Blut- und Bindegewebe, I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo etc. Arch. f. mikr. Anat., B. 73, 1909.
62. Онъ-же. Untersuchungen über Blut- und Bindegewebe, III. Die embryonale Histogenese des Knochenmarks der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat., B. 76, 1910.
63. Онъ-же. Ueber zweckmässige Methoden für zytologische und histogenetische Untersuchungen etc. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, B. 26, 1909.
64. Oppel, A. Ueber die Kultur von Säugetiergeweben ausserhalb des Organismus. Anat. Anz., B. 40, 1912.
65. Онъ-же. Causal-morphologische Zellenstudien. IV. Mitt. Die Explantation von Säugetiergeweben etc. Arch. f. Entwicklungsmechanik, B. 34, 1912.
66. Шеремецинская и Миронова. Къ ученію объ искусственномъ выращиваніи животныхъ тканей внѣ организма. Русскій Врачъ, 1913.
67. Sundwall, J. Tissue proliferation in plasma medium. Bull. 81, Hyg. Lab., U. S. Publ. Health and Mar. Hosp. Serv. Washington, 1912. Рефератъ въ Fol. hämat., II. Teil, Zentralorgan, B. 14, 1913.
68. Чашинъ. Ueber die „ruhenden Wanderzellen“ und ihre Beziehungen zu den anderen Zellformen etc. Fol. hämat., Archiv, B. 17, 1913.
69. Uhlenhut, Ed. Cultivation of the Skin-epithelium of the adult frog, Rana pipiens. Journ. of exper. Medicine, V. 20, 1914.
70. Walton, Albert J. On the survival and transplantability of adult mammalian tissue in simple plasma. Journ. of exper. Medicine, V. 19, 1914.
71. Weil, G. C. Spontaneous and artificial development of giant cells in vitro. Journ. of Pathol. and Bacteriology, V. 18, 1913.

Новыя данныя о строеніи нѣкоторыхъ чувствительныхъ нервныхъ аппаратовъ.

А. С. Догеля,

Профессора Петроградскаго Университета.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ.

Нервные аппараты кожицы клюва и языка птицъ.

Примѣненіе новыхъ методовъ изслѣдованія и провѣрка помощью ихъ имѣющагося фактическаго матеріала по тому или другому научному вопросу обыкновенно влечетъ за собою или подтвержденіе добытыхъ уже раньше данныхъ, или же вноситъ рядъ новыхъ фактовъ. Въ послѣднемъ случаѣ получается возможность расширить и дополнить существующіе уже по этому вопросу выводы и теоріи или замѣнить ихъ другими, стоящими ближе къ истинѣ. Сказанное всецѣло относится и къ интересующему меня отдѣлу гистологіи, касающемуся тонкаго строенія различнаго рода концевыхъ нервныхъ аппаратовъ. Введеніе въ микроскопическую технику въ концѣ прошлаго и началѣ текущаго столѣтія способовъ Гольджи и С. Рамонъ-Кахаля импрегнаціи нервныхъ элементовъ азотнокислымъ серебромъ, примѣненіе Эрлихомъ, Арнштейномъ и мною, для окрашиванія, преимущественно, периферической нервной системы, метиленовой сини, приложеніе для той же цѣли видоизмѣненнаго Руффини способа золоченія и отчасти модифицированнаго Бельшовскимъ метода Рамонъ-Кахаля, произвело цѣлый переворотъ въ означенной выше области гистологіи. Благодаря работамъ Гольджи, Рамонъ-Кахаля, Эрлиха, Арнштейна, моимъ, Смирнова, Бэте, Ретціуса, Руффини, Чеккерелли, Г. Сала, П. Сфамени, Ботезата, В. Шимоновича, Ф. Креватэна, М. Лефебюра, Ф. Тельо, Ванъ-де-Вельде и многимъ, многимъ

другимъ, вопросъ о нервныхъ окончаніяхъ въ различнаго рода тканяхъ и органахъ въ настоящее время, повидимому, можно было считать изученнымъ почти исчерпывающимъ образомъ. Тѣмъ не менѣе, примѣняя ниже приводимые способы для изслѣдованія концевыхъ нервныхъ аппаратовъ, я все-таки имѣлъ возможность не только выяснить до извѣстной степени спорные пункты, касающіеся строенія нѣкоторыхъ изъ нихъ, но въ то же время мнѣ удалось еще и дополнить существующія уже наблюденія о строеніи этихъ аппаратовъ.

Методъ и матеріалъ. Для изученія концевыхъ нервныхъ аппаратовъ я пользовался отчасти метиленовою синью, главнымъ же образомъ, двумя способами: видоизмѣненнымъ мною способомъ Рамонъ-Кахаля и методомъ Гольджи, предложеннымъ имъ для обнаруженія ретикулярнаго аппарата въ различныхъ клѣткахъ.

Первый способъ заключается въ томъ, что къ 100 куб. сант. 90% или абсолютнаго спирта прибавляютъ 1—2 куб. сант. продажной муравьиной кислоты. Препараты помѣщались мною въ означенную смѣсь на 24—48 часовъ, послѣ чего они промывались предварительно въ 2—2,5% растворѣ азотнокислаго серебра, переносились въ банки съ такой же крѣпости растворомъ послѣдняго и ставились въ термостатъ при температурѣ 36—36,5° Ц. По истеченіи 5—6 дней, препараты вынимались изъ раствора серебра, тщательно промывались въ дестиллированной водѣ, затѣмъ, послѣ возстановленія серебра обычнымъ способомъ, уплотнялись въ спиртахъ, заключались въ целлоидинъ и рѣзались на микротомѣ.

Въ парафинъ препараты заливались лишь въ тѣхъ случаяхъ, когда необходимо было приготовить серіи послѣдовательныхъ срѣзовъ. Разрѣзы нерѣдко окрашивались квасцовымъ карминомъ или гематоксилиномъ. При обработкѣ препаратовъ по этому способу, иногда уже по истеченіи нѣсколькихъ часовъ, въ растворѣ серебра появляется черный осадокъ; въ подобныхъ случаяхъ необходимо тотчасъ же перемѣнить растворъ. Впрочемъ, я долженъ отмѣтить, что въ такихъ препаратахъ, даже если они во-время

будутъ переложены въ новый растворъ серебра, рѣдко получается удачная импрегнація нервовъ. Чтобы предупредить появленіе осадка, лучше всего каждый разъ послѣ 1—2 часового пребыванія препаратовъ въ растворѣ азотнокислаго серебра переносить ихъ въ свѣжій растворъ.

Приведенный способъ импрегнаціи препаратовъ серебромъ пригоденъ не только для изученія окончаній периферическихъ нервовъ, но имъ съ успѣхомъ можно пользоваться и для изслѣдованія спинномозговыхъ и симпатическихъ узловъ. Правда, и данный методъ не всегда приводитъ къ желаемымъ результатамъ, но отъ этого недостатка, къ сожалѣнію, не свободенъ ни одинъ изъ существующихъ въ настоящее время способовъ импрегнаціи нервныхъ элементовъ солями серебра или золота. Наконецъ, нужно еще добавить, что описаннымъ методомъ можно пользоваться и для изученія структуры оболочки въ различныхъ инкапсулированныхъ нервныхъ аппаратахъ.

Что касается способа Гольджи, то я не буду останавливаться здѣсь на подробномъ его изложеніи, такъ какъ онъ извѣстенъ всякому гистологу; отмѣчу лишь, что для полученія надлежащей импрегнаціи различныхъ концевыхъ нервныхъ аппаратовъ необходимо держать препараты въ смѣси 1% раствора мышьяковистой кислоты, 20% раствора формалина и 95% спирта не менѣе 1—3 часовъ, а въ 1½% растворѣ азотнокислаго серебра—около 5—7 сутокъ. Препараты лучше всего заключать въ целлоидинъ, въ которомъ они должны оставаться возможно болѣе продолжительное время. Изъ такихъ препаратовъ, пропитанныхъ какъ слѣдуетъ целлоидиномъ, можно приготовить, если это нужно, очень тонкіе срѣзы. Послѣдніе я обыкновенно окрашивалъ квасцовымъ карминомъ или гематоксилиномъ. Далѣе, насколько мнѣ удалось замѣтить, лучшіе результаты получаются въ тѣхъ случаяхъ, когда обработкѣ подвергается совершенно свѣжій матеріалъ, взятый отъ только что убитыхъ животныхъ, ампутированныхъ пальцевъ или конечностей человѣка, или же отъ труповъ, спустя не болѣе 4—8 часовъ послѣ смерти. Помощью этого способа, при извѣстныхъ условіяхъ, великолѣпно импрегнируются нервныя окончанія и весьма ясно выступаетъ ихъ фибрилляр-

ная структура. Мало того, означенный методъ даетъ возможность изучить какъ строеніе оболочки, такъ равно и выяснить отношеніе нервныхъ элементовъ къ клѣткамъ въ различныхъ инкапсулированныхъ концевыхъ аппаратахъ. Вообще, насколько я могу судить, способъ Гольджи, если имъ умѣло пользоваться для импрегнаціи разнообразныхъ нервныхъ окончаній, во многихъ случаяхъ смѣло можетъ конкурировать со способомъ окрашиванія ихъ метиленовою синью. Указанный способъ, правда, не принадлежитъ къ такъ называемымъ избирательнымъ способамъ импрегнаціи элементовъ нервной ткани, какъ, напр., старый методъ Гольджи, нѣкоторыя модификаціи способа Рамонъ-Кахаля, окраска метиленовою синью и др., но вѣдь, строго говоря, такихъ чистыхъ избирательныхъ способовъ и не существуетъ. Почти каждый изъ нихъ въ томъ или иномъ случаѣ, и при томъ нерѣдко сюрпризомъ для наблюдателя, или совсѣмъ не импрегнируетъ нервовъ, или же одновременно съ ними окрашиваетъ тѣ или другіе элементы окружающей ткани.

Способъ Гольджи, кромѣ того, можетъ служить для импрегнаціи нервныхъ клѣтокъ, а равно для обнаруженія какъ въ нихъ, такъ и въ Меркелевскихъ, или осязательныхъ, клѣткахъ и въ невроэпителіи ретикулярныхъ аппаратовъ и хондріозомъ. Наконецъ, помощью его отлично окрашиваются постоянныя клѣтки соединительной ткани — фибробласты. Помимо описанныхъ способовъ, я пользовался и другими методами, отчасти съ цѣлью выяснить нѣкоторыя детали въ строеніи нервныхъ окончаній, отчасти для изученія тонкой структуры Меркелевскихъ клѣтокъ и оболочки инкапсулированныхъ нервныхъ аппаратовъ. Фиксированіе препаратовъ, главнымъ образомъ, производилось: въ слабой смѣси Флеминга, въ спиртѣ съ формалиномъ по Унна, въ смѣсяхъ Ленгоссека, Ценкера, Германна и др. Срѣзы окрашивались по нѣсколько видоизмѣненному новому способу Унна, желѣзнымъ гематоксилиномъ + бордо, рубинъ или фуксинъ, по способу Эрлихъ-Біонди, Маллори, Блохмана и другихъ. Изъ только, что перечисленныхъ способовъ лучшими для обнаруженія фибрил-

лярной структуры клѣтокъ наружной и внутренней колбы, а равно Меркелевскихъ клѣтокъ, я считаю способъ Унна, затѣмъ фиксированіе препаратовъ по Флемингу, Ценкеру или Герману съ послѣдующимъ окрашиваніемъ срѣзовъ желѣзнымъ гематоксилиномъ. Изслѣдованіе хондріозомъ производилось помощью методовъ: Гольджи, Бенда, Мевеса, Альтмана, Форе-Фремье, Рего, Шампи и, наконецъ, по видоизмѣненному А. Колачовымъ способу Сьевалля (Sjövall); послѣдній даетъ особенно хорошіе результаты и долженъ быть поставленъ на первомъ мѣстѣ среди другихъ способовъ.

Здѣсь необходимо прибавить, что большинство только что перечисленныхъ способовъ могутъ служить не только для обнаруженія хондріозомъ, но въ то же время и для изученія фибриллярной структуры извѣстныхъ клѣтокъ, каковы, напр., клѣтки обѣихъ колбъ и Меркеля.

Матеріаломъ для моихъ наблюденій служили: кожица клюва и отчасти языкъ домашней и дикой утки *(Anas domestica* и *Anas cabosus)* и гуся *(Anser domesticus)* слизистая оболочка клюва поморника *(Lestris parasiticus)*, вороны *(Corvus cornix)* и голубя *(Columba domestica)*. Кромѣ того, изслѣдованію подвергались: слизистая оболочка и языкъ тридцатидневныхъ эмбріоновъ гуся и утятъ, въ возрастѣ отъ 1 до 7 дней.

Общее распредѣленіе нервовъ въ кожицѣ клюва птицъ.

Уже давно извѣстно, что въ кожицѣ клюва, въ слизистой оболочкѣ глотки и языка различныхъ птицъ, преимущественно плавающихъ (утки, гуся и другихъ), помѣщаются въ большомъ количествѣ концевые нервные аппараты двоякаго рода: одни изъ нихъ были открыты Гербстомъ (въ 1848 г.), а другіе—Грандри (въ 1869 г.) и съ тѣхъ поръ описываются подъ именемъ этихъ изслѣдователей. Тѣльца эти, какъ мы увидимъ ниже, впослѣдствіи подвергались не разъ подробному изученію, при чемъ было найдено, главнымъ образомъ, благодаря наблюденіямъ Е. Ботезата, что въ кожицѣ клюва имѣются не только инкапсулированныя, но и различнаго рода неинкапсулированныя нервныя окончанія (въ эпителіи, въ cutis и пр.).

Если изслѣдовать кожицу клюва на препаратахъ, окрашенныхъ метиленовою синью или обработанныхъ по способу Гольджи, то не трудно замѣтить, что въ str. subcutaneum кожицы помѣщаются толстые нервные стволики, которые, дѣлясь и переплетаясь между собою, образуютъ въ этомъ слоѣ широкопетлистое основное сплетеніе. Отъ него идутъ какъ въ str. subcutaneum, такъ въ особенности въ str. reticulare, въ болѣе или менѣе косомъ направленіи, многочисленныя вѣточки различной толщины. Отдавая на своемъ пути большое количество боковыхъ вѣточекъ, онѣ переплетаются другъ съ другомъ, а затѣмъ постепенно распадаются на болѣе тонкія вѣточки и, наконецъ, на отдѣльныя многократно дѣлящіяся нервныя волокна. Въ составъ всѣхъ нервныхъ стволиковъ и ихъ развѣтвленій входятъ двоякаго рода волокна—мякотныя и безмякотныя. Первыя, въ большинствѣ случаевъ, имѣютъ значительную толщину и оканчиваются частью въ str. subcutaneum, главнымъ же образомъ—въ str. reticulare и papillare, инкапсулированными и неинкапсулированными нервными аппаратами. Всѣ эти волокна принадлежатъ къ чувствительнымъ нервнымъ волокнамъ. Что касается волоконъ второго рода, то они представляются въ видѣ болѣе или менѣе толстыхъ нитей, легко импрегнирующихся серебромъ и быстро окрашивающихся метиленовою синью. Волокна эти мѣстами усажены небольшими варикозными утолщеніями, въ которыхъ ясно выступаютъ тончайшія неврофибриллы. Главное отличіе ихъ отъ мякотныхъ волоконъ заключается въ томъ, что они покрыты одной лишь неврилеммой, ядра клѣтокъ которой отчетливо видны на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи и затѣмъ окрашенныхъ квасцовымъ гематоксилиномъ или карминомъ. Описываемыя волокна помѣщаются въ нервныхъ стволикахъ и вѣточкахъ, какъ отдѣльно, такъ и цѣлыми пучками, между мякотными волокнами, при чемъ многіе изъ пучковъ занимаютъ, особенно въ болѣе толстыхъ стволикахъ, периферическое положеніе. Безмякотныя волокна имѣются во всѣхъ, даже самыхъ тонкихъ, развѣтвленіяхъ нервныхъ стволиковъ, нѣкоторыя же изъ нихъ, преимущественно въ str. reticulare кожицы, частью сопровождаютъ отдѣльныя мякотныя

волокна и оканчиваются на поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ (см. ниже), частью идутъ отдѣльно и образуютъ подъ эпителіемъ густое сплетеніе. Кромѣ того, нѣкоторые пучки означенныхъ волоконъ, отщепившись предварительно, въ разныхъ слояхъ соединительнотканной части кожицы и слизистой оболочкѣ глотки отъ нервныхъ стволиковъ и вѣточекъ, направляются къ кровеноснымъ сосудамъ и железамъ.

Говоря о распредѣленіи нервовъ въ кожицѣ клюва, я долженъ еще прибавить, что по ходу нервныхъ стволиковъ и развѣтвленій ихъ постоянно встрѣчаются, какъ отдѣльныя симпатическія нервныя клѣтки, такъ и симпатическіе узелки. Въ составъ послѣднихъ входятъ нѣсколько, иногда даже много, клѣтокъ, которыя нерѣдко великолѣпно импрегнируются серебромъ, и въ такомъ случаѣ получается возможность видѣть отходящіе отъ нихъ отростки. Обыкновенно дендриты, многократно вѣтвясь, переплетаются между собою, при чемъ многіе изъ нихъ не выходятъ за предѣлы даннаго узелка и оплетаютъ симпатическія клѣтки; нервные же отростки выходятъ изъ узелка и въ видѣ безмякотныхъ волоконъ могутъ быть прослѣжены въ стволикахъ и вѣточкахъ на значительномъ протяженіи. Отдѣльныя клѣтки и узелки попадаются особенно часто въ слизистой оболочкѣ глотки, гдѣ они помѣщаются по ходу нервныхъ вѣточекъ, образующихъ сплетенія подъ и между имѣющимися здѣсь многочисленными железами. Всѣ безмякотныя волокна, несомнѣнно, принадлежатъ къ симпатическимъ нервнымъ волокнамъ. Таково, въ общихъ чертахъ, распредѣленіе и строеніе нервовъ въ кожицѣ клюва.

Всѣ концевые нервные аппараты, типичные для кожицы клюва и слизистой оболочки языка и глотки у птицъ (преимущественно плавающихъ) могутъ быть разбиты на двѣ группы. Къ первой группѣ принадлежатъ аппараты, въ которыхъ окончанія нервовъ заключены въ сильно развитой и своеобразно построенной соединительнотканной оболочкѣ; аппараты второй группы характеризуются тѣмъ, что въ нихъ нервныя окончанія стоятъ въ тѣсномъ отношеніи къ особаго рода клѣткамъ, извѣстнымъ подъ назва-

ніемъ осязательныхъ клѣтокъ, или Меркелевскихъ тѣлецъ.

А. Нервные аппараты съ сильно развитой оболочкой.

Къ группѣ аппаратовъ съ рѣзко выраженной оболочкой относятся: а) типичныя и б) видоизмѣненныя тѣльца Гербста, а равно в), тѣльца Гербста—Грандри, которыя стоятъ на рубежѣ между нервными аппаратами первой и второй группы. Въ свою очередь, тѣльца перваго и второго рода, по способу окончанія въ нихъ нервовъ, бываютъ простыми и сложными, по характеру же окружающей ихъ оболочки, всѣ аппараты должны быть раздѣлены на тѣльца съ одной и нѣсколькими (2—3) внутренними колбами.

а) Типичныя тѣльца Гербста

(рис. 5, 6, 7, 8, 9, 16, 17, 18, 19, 23, 24, 25, 29 и 30)

имѣютъ овальную, яйцевидную, иногда почти шаровидную форму, или же принимаютъ видъ довольно узкихъ цилиндровъ съ округленными концами; въ послѣднемъ случаѣ они представляются изогнутыми въ большей или меньшей степени и, нерѣдко, достигаютъ значительной длины (у поморника, вороны). Въ общемъ, большинство тѣлецъ Гербста отличаются довольно значительными размѣрами, но между ними имѣются и относительно мелкіе экземпляры. Они располагаются большею частью такъ, что продольный діаметръ ихъ поставленъ параллельно или подъ очень острымъ угломъ къ поверхности кожицы или слизистой оболочки языка и глотки, хотя, напр., въ болѣе крупныхъ сосочкахъ послѣдней мнѣ попадались иногда тѣльца, поставленныя вертикально. Что касается количества означенныхъ тѣлецъ, то въ этомъ отношеніи они, вмѣстѣ съ видоизмѣненными тѣльцами Гербста, занимаютъ въ кожицѣ клюва и въ языкѣ утки и гуся первое мѣсто. У другихъ птицъ (поморника, вороны, голубя), наоборотъ, преобладаютъ тѣльца второй группы, но, вообще, нужно сказать, что у нихъ тѣ и другія тѣльца находятся въ небольшомъ количествѣ. Въ составъ каждаго тѣльца входятъ: 1) соединительнотканная оболочка, или наружная колба, и 2) внутренняя колба съ нервнымъ окончаніемъ.

1) Соединительнотканная оболочка, или такъ называемая наружная колба.

Относительно тонкой структуры оболочки описываемыхъ тѣлецъ я могу прибавить очень немного къ тому, что уже было сказано по этому поводу въ послѣдней моей статьѣ (10).

Строеніе пластинокъ. Наружная колба составлена изъ цѣлаго ряда концентрически расположенныхъ пластинокъ, которыя, какъ и въ тѣльцахъ Фатеръ-Пачини, можно разбить на систему наружныхъ и внутреннихъ пластинокъ. Обѣ системы составляютъ одно цѣлое—наружную колбу, и постепенно переходятъ одна въ другую.

На продольныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ тѣлецъ обыкновенно пластинки представляются рядами зернышекъ, которые идутъ болѣе или менѣе концентрически вокругъ всей внутренней колбы и отдѣляются другъ отъ друга узкими щелями, или промежутками.

Въ болѣе периферической части наружной колбы нѣкоторые изъ этихъ рядовъ располагаются неправильно, мѣстами прерываются или присоединяются къ сосѣднимъ рядамъ, щели между ними шире, а зернышки, составляющія ряды—мельче. По направленію къ внутренней колбѣ, ряды зернышекъ идутъ гораздо правильнѣе—концентрически, самыя зернышки становятся крупнѣе, щели же постепенно нѣсколько суживаются. Затѣмъ, на тѣхъ же разрѣзахъ тѣлецъ ясно видны, въ особенности въ периферической части колбы, тонкія ниточки, которыя многократно дѣлятся, соединяются между собою и съ ограничивающими данную щель рядами зернышекъ (вѣрнѣе съ послѣдними) и образуютъ болѣе или менѣе широкопетлистую сѣть. Зернышки эти во всѣхъ рядахъ лежатъ очень близко другъ отъ друга, иногда маленькими группами, имѣющими овальную и угловатую форму, и мѣстами соприкасаются между собою.

Разсматривая плоскостные разрѣзы тѣлецъ (т. е. такіе, въ которыхъ часть той или другой пластинки попала въ разрѣзъ in toto), или же болѣе толстые препараты, можно

убѣдиться въ томъ, что ряды зернышекъ представляютъ собою не что иное, какъ перерѣзанныя поперекъ нити. Въ каждой пластинкѣ онѣ идутъ, преимущественно, въ косомъ и циркулярномъ направленіяхъ, и лишь очень немногія изъ нихъ на своемъ пути временно мѣняютъ это направленіе на болѣе или менѣе вертикальное.

Означенныя нити перекрещиваются и переплетаются между собою, образуя петли, вытянутыя параллельно поперечнику тѣльца, при чемъ въ то же время отъ указанныхъ нитей отходятъ подъ разными углами многочисленныя боковыя ниточки, помощью которыхъ соединяются всѣ нити данной пластинки. Такимъ образомъ, пластинки наружной колбы, въ дѣйствительности, оказываются плетенками, построенными изъ циркулярно и косо идущихъ нитей, тѣсно связанныхъ другъ съ другомъ.

Во внутреннихъ плетенкахъ, ближайшихъ къ внутренней колбѣ, нити, въ общемъ, толще, чѣмъ въ системѣ наружныхъ плетенокъ или представляютъ собою пучечки тончайшихъ ниточекъ, а образуемыя ими петли являются болѣе узкими. Въ самой внутренней пластинкѣ, непосредственно окружающей внутреннюю колбу, нити имѣютъ видъ въ большей или меньшей степени сжатыхъ или растянутыхъ спиралей, связанныхъ между собою поперечно и косо идущими ниточками. Кромѣ нитей, составляющихъ только что описанныя плетенки, каждую щель, раздѣляющую двѣ плетенки, пронизываетъ еще, какъ мы видѣли выше, сѣть тонкихъ ниточекъ. При помощи этихъ сѣтей связываются другъ съ другомъ отдѣльныя пластинки, которыя вмѣстѣ съ ними образуютъ сѣтчатый футляръ—наружную колбу,—окружающій всю внутреннюю колбу.

Однако, далеко не всѣ пластинки наружной колбы располагаются правильно: нѣкоторыя изъ нихъ, независимо отъ того, входятъ ли онѣ въ составъ наружной или внутренней системы плетенокъ, окружаютъ лишь извѣстную, большую или меньшую часть внутренней колбы. Онѣ или присоединяются къ одной изъ сосѣднихъ плетенокъ, или же составляющія ихъ нити, утрачивая постепенно характерное расположеніе, переходятъ въ сѣть, связывающую плетенки. Эти то плетенки на продольныхъ и по-

пѣречныхъ разрѣзахъ и являются въ видѣ рядовъ зернышекъ, которые, какъ было указано выше, присоединяются къ одному изъ сосѣднихъ рядовъ или теряются между сѣтью нитей, пронизывающихъ щели.

Иногда, на толстыхъ препаратахъ, попадаются срѣзанныя цѣликомъ верхушки тѣлецъ, при чемъ въ подобныхъ случаяхъ, разсматривая плетенки сверху, можно замѣтить, что въ выпуклой на подобіе купола части каждой плетенки нити, изъ которыхъ она слагается, идутъ нѣсколько иначе, чѣмъ въ остальной ея части. Онѣ изгибаются дугообразно, переплетаются между собою различнымъ образомъ и обыкновенно на самой верхушкѣ купола ими составляется родъ водоворота.

Говоря о строеніи плетенокъ наружной колбы, необходимо еще коснуться вопроса объ отношеніи ихъ къ мякотному нервному волокну, проходящему черезъ колбу. Насколько я могъ замѣтить, довольно толстый соединительнотканный футляръ, очень богатый клѣтками, проникаетъ съ волокномъ въ колбу и постепенно переходитъ въ плетенки наружной колбы; вмѣстѣ съ этимъ онъ становится все тоньше и тоньше и, наконецъ, на мѣстѣ вступленія осевого цилиндра во внутреннюю колбу, совсѣмъ исчезаетъ. Одновременно съ этимъ нервное волокно лишается міэлиновой оболочки, неврилемма же его мало-по-малу теряется въ самой периферической части внутренней колбы.

Въ тѣльцахъ съ нѣсколькими внутренними колбами всегда имѣется только одна наружная колба, которая, по своему строенію, ничѣмъ не отличается отъ таковой же въ тѣльцахъ съ одной внутренней колбой. Единственное различіе въ ея строеніи заключается въ томъ, что составляющія колбу плетенки, въ большинствѣ случаевъ, ясно выражены въ подобныхъ тѣльцахъ лишь въ самой периферической части колбы; затѣмъ, во всей ея остальной части, вплоть до внутренней колбы, нити идутъ въ разныхъ направленіяхъ безъ опредѣленнаго порядка, то отдѣльно, то даже цѣлыми пучками, вѣтвятся и въ то же время анастомозируютъ между собою. Пучки нитей часто переплетаются другъ съ другомъ и образуютъ петли оваль-

ной или угловатой формы, но какъ они, такъ и отдѣльныя нити не составляютъ плетенокъ. То же самое нерѣдко наблюдается въ наружной колбѣ нѣкоторыхъ болѣе крупныхъ тѣлецъ съ одной внутренней колбой. Тѣмъ не менѣе, вмѣстѣ съ описанными тѣльцами попадаются и такія, въ которыхъ системы связанныхъ между собою плетенокъ выступаютъ достаточно отчетливо. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, въ какомъ либо тѣльцѣ съ 2—3-мя внутренними колбами, каждая колба окружена отдѣльной системой внутреннихъ плетенокъ и нѣсколькими, ближайшими къ этой системѣ наружными плетенками, остальныя же наружныя плетенки являются уже общими для всѣхъ колбъ, т. е. окружаютъ все тѣльце (рис. 22).

На основаніи всего изложеннаго, я прихожу къ тому заключенію, что наружная колба не составлена изъ различнымъ образомъ переплетающихся между собою нитей, образующихъ клубочекъ, какъ это полагаетъ Г. Сала, а представляетъ рядъ какъ бы вложенныхъ другъ въ друга частью полныхъ, частью неполныхъ муфтъ, сплетенныхъ изъ болѣе или менѣе тонкихъ нитей и даже тончайшихъ пучковъ этихъ послѣднихъ. Нити плетенокъ идутъ, главнымъ образомъ, въ циркулярномъ и косомъ направленіяхъ и въ то же время связаны другъ съ другомъ отдѣляющимися отъ нихъ ниточками. Между плетенками находятся узкія щели, наполненныя серозною жидкостью и пронизанныя сѣтью нитей, которыя, въ свою очередь, отходятъ отъ нитей тѣхъ же плетенокъ и соединяютъ послѣднія въ одно цѣлое. Всѣ системы пластинокъ, образующихъ наружную колбу, являются продолженіемъ упомянутаго выше соединительнотканнаго футляра, который сопровождаетъ подходящее къ тѣльцу мякотное волокно.

Что касается природы нитей плетенокъ, то я теперь, какъ и въ прежней своей работѣ, полагаю, что, вопреки наблюденіямъ Г. Сала, означенныя нити не принадлежатъ къ эластическимъ волокнамъ. Прежде всего, онѣ становятся блѣдными и менѣе рѣзко очерченными отъ дѣйствія ѣдкихъ щелочей и кислотъ, и затѣмъ не окрашиваются избирательно специфическими красками (орсеи-

номъ по способу Марка и Штутцера, резорцинъ-фуксиномъ по Вейгерту). Послѣ обработки препаратовъ по методу Гольджи, нити плетенокъ большею частью пріобрѣтаютъ стально-сѣрую окраску, между тѣмъ какъ эластическія волокна ткани кожицы остаются неокрашенными, пучки же соединительнотканныхъ фибриллъ окрашиваются одинаково съ нитями плетенокъ. Такую же темную стально-сѣрую окраску получаютъ и клѣтки фибробласты кожицы вмѣстѣ съ отходящими отъ нихъ и сильно вѣтвящимися отростками. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, на препаратахъ, обработанныхъ по тому же способу, получается другая картина, а именно: эластическія волокна окрашиваются въ черный цвѣтъ и выступаютъ чрезвычайно рѣзко, нити же плетенокъ, а равно пучки соединительнотканныхъ фибриллъ и фибробласты совсѣмъ не импрегнируются серебромъ, или же пріобрѣтаютъ лишь слабую стально-сѣрую окраску. Принимая въ соображеніе все сказанное, я думаю, что нити плетенокъ, по своему химическому составу, ближе всего стоятъ къ коллагеннымъ нитямъ.

Клѣтки наружной колбы. Для изученія этихъ клѣтокъ пригодны различные, описанные выше способы фиксаціи и окраски препаратовъ, въ особенности методы Гольджи и Унна. Означенныя клѣтки представляются въ видѣ довольно большихъ, угловатой формы, часто болѣе или менѣе вытянутыхъ въ длину пластинокъ (рис. 1, 2, 3 и 4). Отъ нихъ отходитъ нѣсколько (отъ 3 до 10 и больше) широкихъ, а равно и тонкихъ отростковъ, которые идутъ въ разныя стороны, постепенно дѣлятся на болѣе тонкія, мѣстами расширяющіяся вѣточки, а послѣднія, въ концѣ-концовъ, распадаются на нѣсколько тонкихъ нитей. Кромѣ того, тѣло каждой клѣтки и ея отростки усажены многочисленными, болѣе или менѣе короткими шиповидными нитями, которыя, въ свою очередь, дѣлятся на нѣсколько такихъ же ниточекъ. Благодаря этимъ отросткамъ, клѣтки наружной колбы пріобрѣтаютъ своеобразный видъ. Что касается строенія клѣточнаго тѣла, то оно составлено изъ тонкихъ фибриллъ, которыя многократно дѣлятся и образуютъ узкопетлистую сѣть (рис. 1 и 2).

Ядра описываемыхъ клѣтокъ располагаются эксцентрически и имѣютъ круглую, овальную, яйцевидную и подковообразную форму. Если фиксировать кусочки кожицы клюва въ смѣси Ленгоссека, а затѣмъ тонкіе срѣзы окрасить смѣсью Эрлиха-Біонди, то легко замѣтить, что означенныя ядра довольно богаты содержаніемъ зернышекъ базихроматина, между которыми распредѣляются въ относительно небольшомъ количествѣ зернышки оксихроматина. Въ каждомъ ядрѣ помѣщаются одно, два или нѣсколько довольно крупныхъ ядрышекъ, составленныхъ изъ двухъ частей: мелкаго базофильнаго зернышка, прилегающаго къ нѣсколько болѣе крупному оксифильному тѣльцу. Первое на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи, сильно импрегнируется серебромъ и представляется чернымъ, между тѣмъ какъ второе окрашивается квасцовымъ карминомъ и гематоксилиномъ въ слабый розовый или фіолетовый цвѣтъ.

На тѣхъ же препаратахъ въ тѣлѣ клѣтокъ наружной колбы рѣзко выступаетъ и ретикулярный аппаратъ Гольджи (рис. 1, 3, 4, 12 и др.). Обыкновенно онъ лежитъ у одного изъ полюсовъ или сбоку ядра, вблизи того или другого полюса его, или же, если ядро имѣетъ подковообразную форму, помѣщается въ углубленіи ядра, при чемъ въ большинствѣ случаевъ соприкасается съ ядромъ. Форма аппарата чаще всего бываетъ шаровидная, овальная, или яйцевидная, но нерѣдко онъ является болѣе или менѣе вытянутымъ въ длину со стороны одного или обоихъ своихъ полюсовъ. Величина ретикулярнаго аппарата, приблизительно, на половину или одну треть меньше размѣровъ ядра данной клѣтки, самъ же онъ составленъ изъ довольно тонкихъ, петлевидно изогнутыхъ, дѣлящихся и анастомозирующихъ другъ съ другомъ ниточекъ.

Одновременно съ ретикулярными аппаратами, въ клѣткахъ наружной колбы обнаруживаются и хондріозомы, въ особенности послѣ обработки препаратовъ по видоизмѣненному Колачевымъ способу Сьевалля (Sjövall).

Хондріозомы являются въ формѣ хондріоконтовъ и хондріомитовъ, разбросанныхъ какъ въ тѣлѣ, такъ и во всѣхъ отросткахъ означенныхъ клѣтокъ (рис. 3), при

чемъ часто въ томъ мѣстѣ какой либо клѣтки, гдѣ обычно находится ретикулярный аппаратъ, нетрудно замѣтить гораздо большее скопленіе хондріозомъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ въ той или иной клѣткѣ импрегнируются не только послѣднія, но и ретикулярный аппаратъ, и тогда можно ясно констатировать, что нити его построены изъ хондріозомъ.

Обыкновенно, какъ тѣло описываемыхъ клѣтокъ, такъ и отростки ихъ заложены въ плетенкахъ наружной колбы и являются изогнутыми въ большей или меньшей степени, соотвѣтственно изогнутости самыхъ плетенокъ. Однако, не всѣ отростки каждой клѣтки лежатъ и вѣтвятся только въ своей плетенкѣ. Нѣкоторые изъ отростковъ проходятъ черезъ щели, отдѣляющія данную плетенку отъ сосѣднихъ съ нею плетенокъ, входятъ въ послѣднія и стелятся тамъ, а затѣмъ, точно такимъ же образомъ достигаютъ другихъ плетенокъ, нерѣдко очень далеко отстоящихъ отъ той плетенки, которой принадлежитъ сама клѣтка.

На поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ тѣлецъ клѣтки имѣютъ видъ веретенъ, при чемъ онѣ не располагаются столь правильно концентрически, какъ въ тѣльцахъ Фатеръ-Пачини, потому что въ расположеніи многихъ плетенокъ здѣсь не наблюдается такой правильности. Насколько я могъ замѣтить, самое большое количество клѣтокъ находится въ периферическихъ пластинкахъ колбы, а затѣмъ, по направленію къ внутренней колбѣ, число ихъ становится значительно меньше. Но въ нѣкоторыхъ тѣльцахъ, въ области ихъ основанія и верхушки, замѣчается гораздо больше клѣтокъ, чѣмъ въ остальныхъ, боковыхъ частяхъ колбы. Наконецъ, къ сказанному нужно еще прибавить, что клѣтки, принадлежащія самой внѣшней плетенкѣ, отличаются отъ всѣхъ остальныхъ клѣтокъ наружной колбы по своей формѣ. Онѣ представляются пластинками многоугольной и неправильной формы, при чемъ границы между ними, послѣ обработки препаратовъ по способу Гольджи или Рамонъ-Кахаля, ясно выступаютъ въ видѣ черныхъ линій. Такимъ образомъ, въ указанномъ мѣстѣ оболочки тѣлецъ клѣтки фибробласты пріобрѣтаютъ характеръ эндотеліальныхъ клѣтокъ. Очень

большое количество клѣтокъ находится также въ футлярѣ, окружающемъ подходящее къ основанію тѣльца толстое мякотное нервное волокно.

Въ какомъ отношеніи стоятъ клѣтки наружной колбы къ сѣтямъ нитей, изъ которыхъ она построена—вопросъ этотъ рѣшить довольно трудно. Въ тѣхъ случаяхъ, когда нити плетенокъ наружной колбы окрасились нѣсколько менѣе интенсивно, чѣмъ клѣтки, можно констатировать, что клѣточные отростки на всемъ своемъ пути отдаютъ вѣточки, какъ къ плетенкамъ, такъ и къ щелямъ между ними, и въ тѣхъ и другихъ постепенно распадаются на многочисленныя нити. Стараясь прослѣдить конечную судьбу послѣднихъ, а также и отходящихъ отъ тѣла клѣтки и ея отростковъ многочисленныхъ нитей на подобіе шиповъ, я не разъ имѣлъ возможность видѣть, что онѣ соединяются съ такими же развѣтвленіями отростковъ и нитей другихъ клѣтокъ и образуютъ сѣть, которую нельзя отличить отъ сѣти отдѣльныхъ плетенокъ наружной колбы.

Почти постоянно, одновременно съ клѣтками наружной колбы, на тѣхъ же препаратахъ интенсивно окрашиваются и фибробласты соединительной ткани кожицы клюва со всѣми ихъ отростками; что касается пучковъ соединительнотканныхъ фибриллъ, то они принимаютъ болѣе слабую окраску или остаются совсѣмъ неокрашенными, вслѣдствіе чего легко удается установить отношеніе къ нимъ клѣтокъ.

Во всѣхъ подобныхъ случаяхъ мы видимъ, что клѣточные отростки постепенно распадаются на многочисленныя тонкія нити, которыя различнымъ образомъ переплетаются и въ то же время соединяются между собою и составляютъ густѣйшую сѣть, оплетающую пучки соединительнотканныхъ фибриллъ. Эти же клѣтки не только прилегаютъ къ поверхности пучковъ, но и къ стѣнкѣ капилляровъ, а равно мелкихъ артерій и венъ и оплетаютъ ихъ своими отростками.

Сопоставляя все вышеизложенное о строеніи пластинокъ и клѣтокъ колбы, можно допустить, что нити плетенокъ лежатъ, какъ и въ ретикулярной ткани, внутри клѣтокъ и

ихъ отростковъ, а не внѣ клѣточныхъ элементовъ наружной колбы, и, во всякомъ случаѣ, не принадлежатъ къ эластическимъ волокнамъ. Кромѣ того, означенныя наблюденія подтверждаютъ прежнія м о и (7) изслѣдованія, касающіяся природы звѣздчатыхъ клѣтокъ и отношенія ихъ къ кровеноснымъ сосудамъ въ кишечникѣ человѣка и млекопитающихъ. Говоря о клѣткахъ наружной колбы, я долженъ еще прибавить, что почти къ самой наружной поверхности внутренней колбы, на всемъ ея протяженіи, отъ основанія до верхушки, прилегаетъ рядъ ядеръ. Въ большинствѣ случаевъ, они имѣютъ видъ болѣе или менѣе сильно вытянутыхъ въ длину оваловъ, иногда слегка изогнутыхъ на подобіе подковы, вогнутая часть которой обращена то кнаружи, то въ сторону внутренней колбы (рис. 6, 7, 8, 9, 10 и др.).

Обыкновенно ядра эти поставлены на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга въ одинъ рядъ, и лежатъ по обѣ стороны внутренней колбы. Съ каждой стороны послѣдней можно насчитать, въ зависимости отъ длины самой колбы, отъ 3—4 до 8—15 такихъ ядеръ, при чемъ одно, два изъ нихъ прилегаютъ къ округленному концу колбы. Описываемыя ядра очень часто располагаются съ извѣстною правильностью и примыкаютъ къ поверхности внутренней колбы въ тѣхъ ея мѣстахъ, гдѣ нѣтъ ядеръ клѣтокъ самой колбы, т. е. они чередуются съ послѣдними, но лежатъ внѣ колбы (рис. 6, 7, 11, 12 и др.). Такое расположеніе означенныхъ ядеръ особенно ясно выступаетъ на поперечныхъ разрѣзахъ тѣлецъ, или же въ тѣхъ случаяхъ, когда въ какомъ либо тѣльцѣ къ наблюдателю обращенъ только одинъ рядъ ядеръ клѣтокъ внутренней колбы.

Клѣтки, въ которыхъ помѣщаются указанныя ядра, иногда окрашиваются по способу Г о л ь д ж и, и тогда можно замѣтить, что онѣ ничѣмъ не отличаются отъ клѣтокъ наружной колбы. Тѣла этихъ клѣтокъ прилегаютъ къ поверхности внутренней колбы и принадлежатъ самой внутренней плетенкѣ наружной колбы, отростки же ихъ многократно вѣтвятся и соединяются между собою. Нѣкоторыя изъ развѣтвленій этихъ отростковъ, видимо, проникаютъ и во внутреннюю колбу.

2) Внутренняя колба съ нервнымъ окончаніемъ.

О строеніи внутренней колбы въ тѣльцахъ Гербста, главнымъ же образомъ, объ окончаніи въ ней нервовъ, имѣются уже изслѣдованія, сдѣланныя Кэй и Ретціусомъ (17), В. Краузе (18 и 19), Ранвье (23), мною (6), Л. Шимоновичемъ (27), и др., а въ послѣднее время—Ботезатомъ (1, 2, 3, и 4) и Е. Ванъ-де-Вельде (29).

Ботезатъ описываетъ въ языкѣ и нёбѣ у птицъ (голубя, воробья) „колбочковыя тѣльца“ („Kolbenkörperchen“), которыя онъ, безъ достаточныхъ на то основаній, отождествляетъ съ тѣльцами Фатеръ-Пачини. Тѣльца эти, по наблюденіямъ Ботезата, бываютъ простыми и сложными, и на препаратахъ, окрашенныхъ метиленовою синью, а равно обработанныхъ по способу Рамонъ-Кахаля, нетрудно замѣтить, что въ простыхъ тѣльцахъ осевой цилиндръ состоитъ изъ многочисленныхъ неврофибриллъ, которыя образуютъ сѣть, заложенную въ межфибриллярномъ веществѣ. Отъ краевъ осевого цилиндра отходятъ многочисленные зубчики, которые, въ дѣйствительности, представляютъ собою не что иное, какъ боковыя продолженія сѣти фибриллъ осевого цилиндра. Эти сѣтевидные пучки неврофибриллъ, путемъ постепеннаго дѣленія послѣднихъ, образуютъ, въ концѣ концовъ, осязательныя пластинки, которыя прилегаютъ къ клѣткамъ колбы. Такимъ образомъ, согласно наблюденіямъ Ботезата, зубчики, отходящіе отъ осевого цилиндра, являются лишь недокрашенными боковыми вѣточками означенныхъ пластинокъ. Что касается сложныхъ тѣлецъ, то они часто имѣютъ развѣтвленную внутреннюю колбу, въ которой помѣщается осевой цилиндръ. Послѣдній построенъ изъ сѣти фибриллъ, дѣлится вмѣстѣ съ колбой на соотвѣтственное количество такого же строенія вѣточекъ, которыя изгибаются, отдаютъ отъ себя нерѣдко тоже изгибающіяся боковыя вѣточки и оканчиваются пластинками на поверхности клѣтокъ внутренней колбы.

Ванъ-де-Вельде, пользуясь для изслѣдованія тѣлецъ Гербста способомъ Бельшовскаго, не могъ замѣтить какой либо структуры внутренней колбы, въ клѣткахъ которой ясно выступаетъ лишь ядро съ ядрыш-

ками. Осевой цилиндръ, помѣщающійся во внутренней колбѣ, составленъ изъ неврофибриллъ, но послѣднія, не образуютъ сѣти, какъ это принимаетъ Ботезатъ. Что касается плазматической, или перифибриллярной, мантіи, то конецъ ея грушевидно расширяется, и въ немъ ясно можно различить слабо окрашенную широкопетлистую сѣть, которая окружаетъ концевое утолщеніе осевого цилиндра, но не стоитъ въ связи съ неврофибриллами этого утолщенія. О строеніи самой мантіи Ванъ-де-Вельде, говоритъ слѣдующее: „Съ помощью метода Бельшовскаго мнѣ удалось получить данныя, которыя, повидимому, указываютъ на присутствіе мѣстами въ перифибриллярной мантіи такихъ полосокъ, которыя проходятъ перпендикулярно къ осевому цилиндру; по большей части на границѣ перифибриллярнаго вещества и внутренней мантіи онѣ распадаются на двѣ полоски, которыя загибаютъ въ обѣ стороны и переходятъ въ томъ и въ другомъ направленіи въ пограничную линію перифибриллярнаго вещества (стр. 243).

Подобное строеніе выступаетъ отчетливо лишь въ тѣхъ случаяхъ, когда осевой цилиндръ сильно импрегнированъ серебромъ. При нормальной импрегнаціи препаратовъ наблюдается переходъ нервной сѣти концевого утолщенія осевого цилиндра въ сѣть грушевиднаго расширенія мантіи, на препаратахъ же нѣсколько сильнѣе импрегнированныхъ сѣть мантіи представляется болѣе темной, а отъ утолщенія осевого цилиндра отходятъ шиповидные отростки.

Далѣе, Ванъ-де-Вельде задаетъ вопросъ, имѣются ли какія либо основанія къ тому, чтобы поперечную исчерченность мантіи и сѣть ея грушевиднаго расширенія признавать за нервныя образованія? На этотъ вопросъ онъ даетъ отрицательный отвѣтъ, основываясь на слѣдующихъ данныхъ: означенныя выше полоски и сѣть по способу Бельшовскаго окрашиваются слабѣе нервной части тѣльца, да, кромѣ того, невѣроятно, чтобы осевой цилиндръ отдавалъ перпендикулярныя къ себѣ боковыя вѣточки. Наконецъ, нити грушевиднаго утолщенія (купола) мантіи слишкомъ толсты для неврофибриллъ и имѣютъ весьма неясныя контуры.

Такимъ образомъ, Ванъ-де-Вельде, вопреки прежнимъ моимъ наблюденіямъ, основаннымъ на препаратахъ, обработанныхъ метиленовою синью и видоизмѣненнымъ мною способомъ Рамонъ-Кахаля, не признаетъ, что почти все булавовидное утолщеніе мантіи занято концевымъ утолщеніемъ осевого цилиндра, а равно считаетъ сомнительнымъ, чтобы осевой цилиндръ отдавалъ отъ себя боковыя вѣточки.

Примѣненіе вышеизложенныхъ способовъ изслѣдованія дало мнѣ возможность выяснить нѣкоторыя детали, касающіяся строенія внутренней колбы. Какъ извѣстно, она занимаетъ осевую часть каждаго тѣльца (за исключеніемъ тѣлецъ съ нѣсколькими колбами), имѣетъ обыкновенно форму цилиндра, нѣсколько суженнаго у основанія и округленнаго или слегка булавовидно вздутаго у верхушки. Длина и поперечный діаметръ колбы зависятъ отъ размѣровъ самого тѣльца и отъ количества внутреннихъ колбъ. Въ крупныхъ тѣльцахъ колба длиннѣе и толще, чѣмъ въ мелкихъ, въ тѣльцахъ же съ нѣсколькими колбами длина и толщина ихъ въ одномъ и томъ же тѣльцѣ могутъ быть различными.

Колба имѣетъ почти прямолинейное направленіе, или же изгибается въ большей или меньшей степени, при чемъ самый слѣпой конецъ колбы, въ особенности въ крупныхъ тѣльцахъ съ длинной колбой, часто является слегка дугообразно изогнутымъ въ ту или другую сторону (рис. 13). Въ томъ случаѣ, когда въ какомъ либо тѣльцѣ находится нѣсколько колбъ, послѣднія получаются такимъ образомъ, что внутренняя колба почти у самаго своего основанія дѣлится подъ болѣе или менѣе острымъ угломъ на 2—3 колбы, чаще всего различной длины, хотя попадаются нерѣдко тѣльца съ двумя колбами почти одинаковой длины (рис. 17 и 19). Въ рѣдкихъ случаяхъ приходится наблюдать очень большія тѣльца съ двумя самостоятельными колбами, которыя лежатъ другъ противъ друга, при чемъ одна изъ нихъ—короткая, имѣетъ яйцевидную форму, другая же—длинная, представляется въ видѣ цилиндра (рис. 22). Обыкновенно въ тѣльцахъ съ нѣсколькими колбами послѣднія идутъ прямо, не изгибаясь, или конецъ той или иной

колбы бываетъ слегка изогнутъ, или же одна колба достигаетъ такой значительной длины, что она дѣлаетъ нѣсколько петлевидныхъ изгибовъ, между тѣмъ какъ остальныя 1—2 колбы являются лишь немного дугообразно изогнутыми (рис. 18 и 19). Наконецъ, довольно часто можно встрѣтить тѣльца, въ которыхъ отъ одной главной внутренней колбы, въ томъ или другомъ ея мѣстѣ, отходятъ одинъ, рѣдко два короткихъ отпрыска—боковыя колбы (рис. 20 и 21).

Окончаніе нервовъ. Къ одному изъ полюсовъ каждаго тѣльца обыкновенно подходитъ одно, въ рѣдкихъ случаяхъ—два мякотныхъ нервныхъ волокна различной толщины. Этотъ полюсъ тѣльца, а равно и внутренней его колбы, я буду называть основаніемъ ихъ. Вступивъ въ тѣльце, нервное волокно, какъ было сказано выше, прежде всего постепенно, по мѣрѣ приближенія къ внутренней колбѣ, утрачиваетъ свой богатый клѣтками соединительнотканный футляръ, и, наконецъ, почти у самаго основанія внутренней колбы, послѣдній совсѣмъ исчезаетъ. Одновременно съ этимъ прекращается неврилемма и мякоть волокна, при чемъ первая продолжается на внѣшнюю поверхность колбы, между тѣмъ какъ клѣтки ея, въ количествѣ одной—двухъ, можно видѣть еще на мѣстѣ вступленія осевого цилиндра въ колбу.

Разстояніе, которое приходится пройти нервному волокну отъ основанія наружной колбы до такового же внутренней,—бываетъ различно и зависитъ отъ размѣровъ самаго тѣльца и длины его внутренней колбы. Такимъ образомъ, во внутреннюю колбу входитъ только одинъ голый осевой цилиндръ нервнаго волокна, который направляется по осевой части колбы; на всемъ своемъ пути онъ идетъ почти прямо, или слегка изгибается, или же, если сама колба является петлевидно изогнутой, осевой цилиндръ, понятно, повторяетъ эти изгибы колбы, занимая все-таки осевую ея часть.

1. Простыя тѣльца Гербста. (рис. 5, 6, 7, 8, 9 и 25).

Въ означенныхъ тѣльцахъ осевой цилиндръ идетъ, слегка извиваясь, въ осевой части внутренней колбы и достигаетъ ея верхушки. Толщина осевого цилиндра въ

разныхъ тѣльцахъ бываетъ различной и, видимо, не зависитъ отъ размѣровъ самаго тѣльца. Въ однихъ тѣльцахъ осевой цилиндръ имѣетъ видъ тонкой, мѣстами слегка веретенообразно утолщенной нити, и въ подобныхъ случаяхъ, лишь при помощи сильныхъ объективовъ (апохроматъ 2 mm. Цейса) можно констатировать, что она составлена изъ нѣсколькихъ тончайшихъ неврофибриллъ (рис. 5). Послѣднія на утолщенныхъ мѣстахъ осевого цилиндра подвергаются дѣленію и образуютъ очень мелкую сѣточку. Въ другихъ тѣльцахъ, наоборотъ, осевой цилиндръ достигаетъ довольно значительной толщины, и тогда въ немъ весьма отчетливо замѣтенъ составъ изъ сѣти неврофибриллъ, которая нерѣдко по всей периферіи осевого цилиндра представляется болѣе рыхлой, чѣмъ въ средней его части. У верхушки внутренней колбы неврофибриллы осевого цилиндра распадаются на многочисленныя ниточки, которыя перепутываются между собою, дѣлятся и въ то же время соединяются другъ съ другомъ и образуютъ большихъ или меньшихъ размѣровъ булавовидной или овальной формы концевое утолщеніе (рис. 5, 6, 7, 8, 9 и 25).

Сѣтчатая структура какъ осевого цилиндра, такъ и концевого утолщенія съ особенною ясностью выступаетъ на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи, при чемъ, въ большинствѣ случаевъ, основаніе и средняя часть утолщенія импрегнируются сильнѣе, чѣмъ остальная периферическая его часть. Объясняется это, по моимъ наблюденіямъ, тѣмъ, что въ означенныхъ мѣстахъ утолщенія неврофибриллы нѣсколько толще и лежатъ тѣснѣе другъ къ другу, между тѣмъ какъ въ его периферической части онѣ, постепенно дѣлясь и въ то же время расходясь въ разныя стороны, вмѣстѣ съ тѣмъ становятся тоньше и образуютъ болѣе широкопетлистую сѣть. Между неврофибриллами какъ въ осевомъ цилиндрѣ, такъ и въ концевомъ его утолщеніи помѣщается небольшое количество невроплазмы. Послѣдняя на болѣе сильно импрегнированныхъ препаратахъ окрашивается въ довольно интенсивный сѣро-стальной или коричневый цвѣтъ, неврофибриллы же и въ подобныхъ случаяхъ все-таки импрегнируются гораздо

сильнѣе невроплазмы и поэтому выступаютъ съ достаточною отчетливостью. При надлежащей, умѣренной, импрегнаціи неврофибриллы окрашиваются въ черный цвѣтъ, невроплазма же остается совсѣмъ неокрашенною, вслѣдствіе чего самыя фибриллы выдѣляются на свѣтломъ фонѣ съ замѣчательною ясностью. Наконецъ, на недостаточно импрегнированныхъ препаратахъ чаще всего окрашивается лишь осевой цилиндръ и большая или меньшая часть самаго утолщенія; вся остальная же часть его остается свѣтлою или въ ней замѣтны черныя зернышки. Обыкновенно поверхность такого недокрашеннаго утолщенія представляется нерѣдко шиповатой, неровной, и мы получаемъ картины, вполнѣ отвѣчающія рис. 3—4 (табл. XXI), приложеннымъ къ работѣ Ванъ-де-Вельде (29). Внутренняя колба въ томъ мѣстѣ, гдѣ въ ней помѣщается концевое утолщеніе осевого цилиндра, не образуетъ надъ нимъ никакого купола, а просто окружаетъ его, какъ и осевой цилиндръ, въ видѣ тонкаго слоя. Куполъ Ванъ-де-Вельде это не что иное, какъ недостаточно или совсѣмъ не импрегнированная часть концевого утолщенія осевого цилиндра.

Что касается описанныхъ въ одной изъ моихъ старыхъ работъ (6) боковыхъ вѣточекъ, отходящихъ отъ осевого цилиндра и оканчивающихся, какъ я предполагалъ и что впослѣдствіи подтвердилъ Ботезатъ, между клѣтками внутренней колбы, то ихъ, на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи и видоизмѣненному мною способу Рамонъ-Кахаля, мнѣ видѣть не удалось, несмотря на превосходную импрегнацію осевого цилиндра съ его булавовиднымъ вздутіемъ. Такія вѣточки въ извѣстныхъ случаяхъ, какъ будетъ указано ниже, могутъ симулировать элементы внутренней колбы, въ особенности на препаратахъ, окрашенныхъ метиленовою синью.

Такимъ образомъ, въ концевомъ утолщеніи осевого цилиндра необходимо различать двѣ части: среднюю часть, составленную изъ густой сѣти неврофибриллъ, и окружающій ее периферическій слой, въ которомъ означенная сѣть является широкопетлистой; послѣдняя въ простыхъ и сложныхъ тѣльцахъ съ толстыми осевыми цилиндрами связана съ такою же сѣтью, окружающею осевой ци-

линдръ. Часто на мѣстѣ верхушки утолщенія периферическій слой бываетъ толще. Только что описанное строеніе концевого утолщенія весьма ясно выступаетъ какъ на продольныхъ (рис. 6, 9, 11, 12), такъ, въ особенности, на поперечныхъ (рис. 8) его разрѣзахъ.

2. Сложныя тѣльца Гербста (рис. 10, 11, 12, 13).

Гораздо интереснѣе простыхъ тѣлецъ Гербста сложныя ихъ формы, которыя до сихъ поръ еще никѣмъ не были отмѣчены. Между ними встрѣчаются какъ крупныя, такъ и мелкія тѣльца съ оканчивающимися въ нихъ толстыми и тонкими осевыми цилиндрами. Существенное различіе между ними и простыми тѣльцами заключается въ слѣдующемъ. Осевой цилиндръ входитъ во внутреннюю колбу этихъ тѣлецъ и тотчасъ же, или пройдя предварительно небольшое разстояніе, дѣлится подъ острымъ угломъ на двѣ вѣточки, которыя затѣмъ идутъ во внутренней колбѣ вполнѣ параллельно другъ другу (рис. 10, 11, 12 и 13). Толщина этихъ вѣточекъ бываетъ различной и зависитъ отъ толщины вступившаго въ колбу осевого цилиндра. Въ крупныхъ тѣльцахъ означенныя вѣточки нерѣдко достигаютъ значительной толщины, въ болѣе мелкихъ онѣ, наоборотъ, довольно тонки. Иногда одна изъ вѣточекъ представляется толще другой, но, въ большинствѣ случаевъ, обѣ онѣ имѣютъ почти одинаковый діаметръ.

Разстояніе между вѣточками, какъ это представлено на рис. 10, 11, 12, 13, а равно 20, 21 и 22, то можетъ быть относительно очень большимъ и тогда каждая изъ нихъ выступаетъ чрезвычайно рѣзко, то, наоборотъ, осевой цилиндръ дѣлится подъ столь острымъ угломъ, что описываемыя вѣточки отдѣляются другъ отъ друга иногда едва замѣтной щелью. Послѣдняя въ подобномъ случаѣ отчетливо видна лишь при помощи сильныхъ объективовъ; на первый же взглядъ получается такое впечатлѣніе, какъ будто передъ нами одинъ только толстый, не расщепившійся осевой цилиндръ. Если же на сильно импрегнированныхъ препаратахъ такая узкая щель между обѣими вѣтвями, какъ это нерѣдко бываетъ, зачернится серебромъ, то въ такомъ случаѣ только самое тщательное изслѣдованіе

съ сильными объективами, и то не всегда, дастъ намъ возможность отличить одну вѣточку отъ другой. То же самое произойдетъ и тогда, когда обѣ вѣточки будутъ обращены къ наблюдателю не съ плоскости, а въ профиль, т. е. будутъ лежать другъ надъ другомъ.

Изслѣдуя тонкую структуру осевого цилиндра и возникшихъ отъ дѣленія его вѣточекъ, легко констатировать, что они построены изъ неврофибриллъ и невроплазмы. Въ осевомъ цилиндрѣ неврофибриллы идутъ, слегка волнообразно извиваясь, болѣе или менѣе параллельно, на своемъ пути дѣлятся и соединяются другъ съ другомъ, а затѣмъ вступаютъ въ описываемыя вѣточки. Здѣсь онѣ постепенно распадаются на множество тончайшихъ фибриллъ, которыя анастомозируютъ между собою и образуютъ на всемъ протяженіи каждой вѣточки густѣйшую сѣточку (рис. 11, 12, 13, 20 и 21). Петельки этой сѣточки имѣютъ неправильную угловатую форму и вытянуты въ длину въ большей или меньшей степени.

Сѣтчатая структура вѣточекъ, въ особенности болѣе толстыхъ, обыкновенно выступаетъ съ такою отчетливостью, что, мнѣ думается, даже самый большой скептикъ не усумнится въ ея существованіи.

Такимъ образомъ, какъ мы видимъ, эти наблюденія вполнѣ подтверждаютъ приведенныя выше изслѣдованія Ботезата, касающіяся строенія осевого цилиндра, оканчивающагося въ его „колбочковыхъ тѣльцахъ“. Сравнивая толщину осевого цилиндра въ описываемыхъ тѣльцахъ съ толщиною образовавшихся отъ его дѣленія вѣточекъ, мы увидимъ, что каждая изъ нихъ имѣетъ почти такой же діаметръ, какъ и самый осевой цилиндръ; мало того, въ нѣкоторыхъ тѣльцахъ онѣ даже толще послѣдняго. Если бы намъ удалось обѣ вѣточки сложить вмѣстѣ, то получился бы тяжъ, по крайней мѣрѣ, вдвое толще осевого цилиндра. Это, несомнѣнно, говоритъ намъ въ пользу того, что количество неврофибриллъ въ каждой вѣточкѣ увеличивается путемъ ихъ дѣленія. Относительно тонкой структуры развѣтвленій осевого цилиндра во внутренней колбѣ, ко всему сказанному нужно еще прибавить, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ, особенно въ толстыхъ вѣточкахъ, въ

осевой части послѣднихъ неврофибриллы стоятъ тѣснѣе другъ возлѣ друга, чѣмъ въ периферической части вѣточекъ, гдѣ онѣ, наоборотъ, расположены болѣе рыхло. Благодаря такому неравномѣрному распредѣленію неврофибриллъ, осевая часть вѣточекъ представляется болѣе темной (черной), чѣмъ периферическая ихъ часть, въ которой яснѣе замѣтна сѣтчатая структура. Такимъ путемъ получается впечатлѣніе, будто означенныя вѣточки построены изъ осевой части съ густою узкопетлистою сѣтью, которая оплетена на всемъ протяженіи каждой вѣточки болѣе широкопетлистою, рыхлою сѣтью неврофибриллъ (рис. 11).

Нерѣдко петли сѣти неврофибриллъ, по ходу той или другой вѣточки, мѣстами представляются сильнѣе раздвинутыми, вслѣдствіе чего на этихъ мѣстахъ образуются утолщенія веретенообразной или угловатой формы (рис. 11).

Обыкновенно на нѣкоторомъ разстояніи отъ верхушки внутренней колбы каждая изъ только что описанныхъ вѣточекъ становится нѣсколько толще, послѣ чего обѣ вѣточки, быстро приблизившись другъ къ другу, сливаются вмѣстѣ. Одновременно съ этимъ, входящія въ составъ ихъ неврофибриллы перепутываются между собою и постепенно болѣе или менѣе равномѣрно расходятся въ разныя стороны. На всемъ своемъ пути онѣ дугообразно изгибаются, многократно дѣлятся и въ то же время соединяются съ другими фибриллами, вслѣдствіе чего ими образуется густая сѣть. Вся эта масса неврофибриллъ, связанныхъ невроплазмой, составляетъ крупное утолщеніе овальной, яйцевидной или шаровидной формы, которымъ оканчиваются обѣ вѣточки, возникшія отъ дѣленія осевого цилиндра (рис. 11, 12, 13). Нерѣдко означенное утолщеніе имѣетъ форму короткаго цилиндра съ нѣсколько вогнутымъ основаніемъ и выпуклой верхушкой (рис. 12).

Въ большинствѣ случаевъ средняя часть основанія утолщенія представляется темнѣе периферическаго, болѣе или менѣе толстаго его слоя, въ которомъ гораздо рѣзче выступаютъ какъ неврофибриллы, такъ и образуемая ими сѣть (рис. 11, 12 и 13). Зависитъ это (о чемъ отчасти уже говорилось при описаніи простыхъ тѣлецъ) отъ того, что въ первой встрѣчаются и перепутываются неврофибриллы

обѣихъ вѣточекъ, затѣмъ сами онѣ здѣсь толще, лежатъ ближе другъ къ другу, и образуемая ими сѣть гуще. Между тѣмъ, въ периферической части утолщенія мы имѣемъ дѣло лишь съ одной довольно широкопетлистой сѣтью неврофибриллъ. На не вполнѣ удачно импрегнированныхъ серебромъ препаратахъ окрашивается только внутренняя часть концевого утолщенія, периферическій же поясъ остается неокрашеннымъ и тогда является въ видѣ свѣтлаго, иногда зернистаго или съ едва замѣтной сѣтчатой структурой, купола.

Кромѣ описанныхъ сложныхъ тѣлецъ, въ рѣдкихъ случаяхъ попадаются еще тѣльца, отличающіяся отъ первыхъ тѣмъ, что во внутреннюю колбу ихъ входятъ два осевыхъ цилиндра: толстый и тонкій. Первый принадлежитъ толстому мякотному нервному волокну и оканчивается въ колбѣ большимъ овальной формы утолщеніемъ. Второй можетъ быть прослѣженъ, вмѣстѣ съ первымъ, на довольно большомъ разстояніи отъ колбы, но затѣмъ исчезаетъ отъ наблюденія, почему нельзя опредѣленно сказать, составляетъ ли онъ только вѣточку толстаго осевого цилиндра, или же принадлежитъ другому волокну. Тонкій осевой цилиндръ идетъ параллельно съ толстымъ и оканчивается въ томъ же мѣстѣ, гдѣ и первый, но меньшей величины яйцевиднымъ вздутіемъ, которое, помѣщаясь вблизи описаннаго окончанія, не сливается съ нимъ. Иногда отъ тонкаго осевого цилиндра отходитъ еще подъ острымъ угломъ тонкая вѣточка, усаженная нѣсколькими варикозными вздутіями. Она направляется параллельно съ тонкимъ осевымъ цилиндромъ и, приблизительно, въ средней части колбы оканчивается маленькимъ утолщеніемъ (рис. 14). Наконецъ, изрѣдка попадаются тѣльца съ одной внутренней колбой, въ которую вступаетъ толстый осевой цилиндръ и вскорѣ затѣмъ вилообразно дѣлится на двѣ толстыхъ вѣтви, оканчивающихся въ расширенномъ концѣ колбы двумя крупными утолщеніями. Иногда отъ той или другой изъ означенныхъ вѣтвей отходитъ еще третья вѣточка, при чемъ одна, самая длинная изъ нихъ, оканчивается утолщеніемъ въ верхушкѣ внутр. колбы, остальныя же—на различномъ разстояніи отъ верхушки (рис. 15). Представляютъ ли эти тѣльца только варьяцію сложныхъ тѣлецъ Гербста,

или разновидность ихъ—рѣшить трудно, такъ какъ они попадаются очень рѣдко и притомъ только въ кожицѣ клюва гуся.

Какъ среди простыхъ, такъ и сложныхъ формъ описанныхъ тѣлецъ встрѣчаются довольно часто тѣльца, въ которыхъ внутренняя колба у своего основанія дѣлится подъ болѣе или менѣе острымъ угломъ на 2—3 колбы одинаковой или, большею частью, различной длины. Всѣ колбы, такимъ образомъ, имѣютъ какъ бы одно общее основаніе. Въ простыхъ тѣльцахъ съ нѣсколькими колбами осевой цилиндръ въ общемъ основаніи колбы становится толще и затѣмъ видообразно дѣлится на 2—3 вѣточки различной толщины, которыя и вступаютъ каждая въ отдѣльную колбу (рис. 17). Иногда осевой цилиндръ сначала распадается на двѣ вѣточки, тонкую и толстую, послѣ чего первая направляется въ соотвѣтственную колбу, вторая же, пройдя предварительно небольшое разстояніе, въ свою очередь, распадается видообразно на двѣ вѣточки, которыя и вступаютъ въ свои колбы (рис. 18 и 19). Обыкновенно длина и толщина означенныхъ вѣточекъ зависитъ отъ длины и ширины каждой отдѣльной колбы, при чемъ въ тѣльцахъ съ извитыми петлеобразно колбами извиваются и идущія въ нихъ вѣточки (рис. 18). Въ верхушкѣ колбы каждая вѣточка оканчивается той или другой формы утолщеніемъ различнаго размѣра, смотря по толщинѣ самой вѣточки.

Нерѣдко отъ главной колбы отдѣляются одна, двѣ обычно короткія, на подобіе почекъ боковыя (добавочныя) колбы. Въ такихъ случаяхъ отъ осеваго цилиндра отходятъ въ эти отпрыски короткія боковыя вѣточки, тѣ и оканчиваются обычнымъ способомъ.

Наконецъ, бываютъ случаи, когда въ одно простое тѣльце съ двумя колбами вступаютъ два осевыхъ цилиндра, принадлежащихъ различнымъ волокнамъ: каждый изъ нихъ оканчивается въ отдѣльной колбѣ (рис. 20).

Что касается сложныхъ тѣлецъ съ нѣсколькими колбами, то они попадаются рѣже, чѣмъ простыя тѣльца, по отношенію къ колбамъ осеваго цилиндра здѣсь такое же, какъ и въ послѣднихъ, т. е. каждая вѣтвь осеваго цилиндра въ этихъ тѣльцахъ, войдя въ свою колбу, расщепляется

подъ острымъ угломъ на двѣ самостоятельныхъ вѣточки, оканчивающихся отдѣльными утолщеніями. Иногда въ какомъ либо тѣльцѣ съ двумя колбами, въ одной колбѣ находится расщепленная вѣточка осевого цилиндра съ однимъ общимъ концевымъ утолщеніемъ, въ другой же—простая вѣточка. Въ такихъ громадныхъ тѣльцахъ, въ которыхъ, какъ указывалось выше, имѣются двѣ самостоятельныхъ колбы, лежащія vis-à-vis, мякотное нервное волокно подходитъ не къ одному изъ полюсовъ тѣльца, а гдѣ либо сбоку, часто почти къ срединѣ его. Затѣмъ оно проходитъ черезъ наружную колбу, теряетъ мякотную оболочку, осевой же цилиндръ волокна дѣлится подъ прямымъ угломъ на двѣ вѣточки, изъ которыхъ одна оканчивается такъ же, какъ въ простыхъ, а другая—какъ въ сложныхъ тѣльцахъ (рис. 22).

Далѣе, встрѣчаются сложныя тѣльца, въ которыхъ конецъ внутренней колбы дихотомически дѣлится на двѣ вторичныхъ колбы: короткую и нѣсколько болѣе длинную. Осевой цилиндръ, войдя въ колбу, распадается на двѣ вѣточки, которыя достигаютъ мѣста дѣленія колбы; здѣсь онѣ предварительно соединяются въ одну, очень толстую и короткую вѣтвь, которая помѣщается въ соотвѣтствующей колбѣ и оканчивается большимъ утолщеніемъ (рис. 20). Отъ основанія этой толстой вѣтви, въ свою очередь, отдѣляются двѣ тоненькихъ вѣточки, которыя входятъ во вторую колбу, идутъ въ ней независимо другъ отъ друга и потомъ оканчиваются однимъ общимъ утолщеніемъ. Кромѣ того, въ образованіи одной изъ тонкихъ вѣточекъ принимаетъ еще участіе тонкая нить, отщепившаяся отъ одной изъ означенныхъ выше вѣточекъ, еще до ихъ сліянія. Такимъ путемъ, получается довольно своеобразное сложное тѣльце съ двумя колбами (рис. 20). Наконецъ, нерѣдко можно встрѣтить сложное тѣльце, отъ внутренней колбы котораго, въ томъ или другомъ мѣстѣ ея, отходитъ короткая боковая колба. Осевой цилиндръ, вступивъ въ колбу подобнаго тѣльца, значительно утолщается и вскорѣ дѣлится на двѣ вѣтви, которыя оканчиваются обычнымъ образомъ. Отъ одной изъ этихъ вѣтвей обыкновенно отдѣляется простая короткая вѣточка, оканчивающаяся въ боковой колбѣ той

или иной формы утолщеніемъ (рис. 21). Таковы данныя, касающіяся окончанія нервовъ во внутренней колбѣ типичныхъ тѣлецъ Гербста.

Въ своемъ изслѣдованіи надъ спинномозговыми узлами человѣка и млекопитающихъ (10) я уже обратилъ вниманіе на присутствіе въ нихъ особаго типа чувствительныхъ клѣтокъ, характеризующихся тѣмъ, что нервный отростокъ ихъ, то вблизи мѣста своего отхожденія отъ клѣтки, то на большемъ или меньшемъ отъ него разстояніи, распадается на нѣсколько нерѣдко вновь дѣлящихся и анастомозирующихъ между собою вѣточекъ. Послѣднія затѣмъ опять сближаются и вновь сливаются въ одно волокно. Нерѣдко такое расщепленіе осевого цилиндра на вѣточки съ послѣдующимъ сліяніемъ ихъ повторяется нѣсколько разъ. То же самое мнѣ приходилось наблюдать и по отношенію къ нѣкоторымъ чувствительнымъ волокнамъ недалеко отъ периферическаго ихъ конца.

Вышеизложенное изслѣдованіе сложныхъ тѣлецъ Гербста указываетъ намъ, что и самый периферическій конецъ осевого цилиндра чувствительныхъ нервныхъ волоконъ можетъ расщепляться на отдѣльныя вѣточки, которыя, сливаясь затѣмъ вмѣстѣ, даютъ одно концевое утолщеніе. Расщепленіе осевого цилиндра на вѣточки вблизи или вдали отъ данной клѣтки, или же въ самомъ периферическомъ концѣ его влечетъ за собою каждый разъ увеличеніе количества неврофибриллъ въ этомъ мѣстѣ, что, безспорно, должно имѣть извѣстное, пока еще не выясненное, функціональное значеніе.

Нѣкоторыя детали, касающіяся строенія вещества внутренней колбы. Вопросъ о тонкомъ строеніи вещества внутренней колбы, заключающей въ себѣ окончаніе осевого цилиндра, по настоящее время оставался далеко, или, вѣрнѣе сказать, совсѣмъ еще невыясненнымъ. Ванъ-де-Вельде, какъ мы видѣли выше, упоминаетъ лишь, что при сильной импрегнаціи серебромъ ясно выступаютъ сѣточка въ куполѣ внутренней колбы и поперечная исчерченность въ перифибриллярной мантіи. Насколько я могу судить, мои наблюденія даютъ возможность подвинуть этотъ вопросъ нѣсколько дальше.

Если приготовить срѣзы изъ кожицы взрослой утки, а еще лучше 1—4-дневнаго утенка, послѣ фиксаціи препаратовъ смѣсью Флеминга или спирта съ формалиномъ, и окрасить ихъ желѣзнымъ гематоксилиномъ + бордо, то уже на такихъ срѣзахъ нетрудно замѣтить, что внутренняя колба имѣетъ ясно выраженную сѣтчатую структуру.

Обыкновенно на поперечныхъ разрѣзахъ простыхъ тѣлецъ въ центрѣ внутренней колбы виденъ осевой цилиндръ въ формѣ темнаго зернистаго овала, который нерѣдко представляется слегка сплющеннымъ. Вокругъ него отчетливо выступаютъ ряды болѣе или менѣе концентрически идущихъ, сѣроватыхъ нитей, изъ которыхъ составлена вся внутренняя колба (рис. 27). Означенныя нити слегка извилисты, при чемъ тѣ изъ нихъ, которыя непосредственно окружаютъ осевой цилиндръ, располагаются нѣсколько тѣснѣе остальныхъ, вслѣдствіе чего вокругъ разрѣза осевого цилиндра получается болѣе темное кольцо. Отъ этихъ нитей отходятъ многочисленныя боковыя ниточки, соединяющіяся съ сосѣдними концентрическими нитями (рис. 27). На поперечныхъ разрѣзахъ сложныхъ тѣлецъ въ средней части колбы замѣтны два темно-стального цвѣта зернистыхъ кружка или овала, соотвѣтственно двумъ вѣточкамъ, на которыя расщепляется въ нихъ осевой цилиндръ. Вокругъ поперечнаго разрѣза каждой вѣточки ясно выступаютъ двѣ системы концентрическихъ, связанныхъ между собою нитей, при чемъ обѣ онѣ, въ свою очередь, окружаются одной общей системой точно такихъ же ниточекъ.

Не менѣе отчетливо видна сѣтчатая структура внутренней колбы и на продольныхъ разрѣзахъ простыхъ и сложныхъ тѣлецъ Гербста, въ особенности, когда данное тѣльце попало въ разрѣзъ такъ, что при извѣстномъ фокусномъ разстояніи замѣтенъ только одинъ рядъ ядеръ клѣтокъ внутренней колбы. Въ такомъ случаѣ въ послѣдней нетрудно констатировать присутствіе тонкихъ нитей, идущихъ болѣе или менѣе параллельно продольной оси колбы. Онѣ слегка извиваются и на всемъ своемъ пути отдаютъ отъ себя тонкія боковыя, иногда снова дѣлящіяся ниточки, которыя связываются съ сосѣдними параллельными нитями и, въ общемъ, составляютъ густую сѣточку.

Послѣдняя непосредственно продолжается и на ту часть внутренней колбы, которая, въ видѣ болѣе или менѣе толстаго слоя, окружаетъ концевое утолщеніе осевого цилиндра. Насколько я могъ замѣтить, описываемая сѣточка является гуще въ самой периферической части внутренней колбы и кругомъ осевого цилиндра, а въ сложныхъ тѣльцахъ—она занимаетъ и промежутокъ между обѣими вѣточками, на которыя расщепился осевой цилиндръ.

Сѣтчатая структура внутренней колбы обнаруживается у взрослыхъ животныхъ и на препаратахъ, обработанныхъ по видоизмѣненному мною способу Рамонъ-Кахаля, а равно и по методу Гольджи, но не столь отчетливо, какъ по вышеуказанному способу. Предполагая, что, быть можетъ, въ данномъ случаѣ надлежащей импрегнаціи внутренней колбы по способу Гольджи препятствуетъ значительная толщина эпителія кожицы клюва у взрослаго животнаго и сильно развитая наружная колба, я попробовалъ обработать этимъ способомъ кожицу утятъ (1—7-дневныхъ). И, дѣйствительно, взятый мною матеріалъ, послѣ обработки по Гольджи, далъ возможность обнаружить гораздо яснѣе тонкую структуру внутр. колбы, чѣмъ всѣ другіе способы, примѣняемые мною для изслѣдованія кожицы клюва взрослыхъ животныхъ.

Нити внутр. колбы на подобныхъ препаратахъ импрегнируются въ темно-коричневый цвѣтъ, между тѣмъ какъ неврофибриллы, входящія въ составъ осевого цилиндра и концевого утолщенія, получаютъ интенсивную черную окраску, вслѣдствіе чего на одномъ и томъ же тѣльцѣ одновременно рѣзко выступаютъ тѣ и другія.

На продольныхъ разрѣзахъ тѣлецъ видно, что вся внутренняя колба, дѣйствительно, какъ было отмѣчено выше, составлена изъ тонкихъ, немного извивающихся ниточекъ, которыя идутъ болѣе или менѣе параллельно съ осевымъ цилиндромъ или возникшими отъ дѣленія его вѣточками (въ сложныхъ тѣльцахъ) и на этомъ пути посылаютъ отъ себя множество тонкихъ боковыхъ ниточекъ, соединяющихъ продольныя нити и дающихъ, въ общемъ, чрезвычайно густую узкопетлистую сѣточку (рис. 23 и 24). Особенно густою она представляется въ периферической

части колбы, при чемъ иногда мѣстами означенная сѣточка нѣсколько вдвигается въ промежутки между клѣтками внутренней колбы. Въ подобныхъ случаяхъ вся периферическая часть колбы кажется усаженной короткими шипиками.

Въ слегка расширенномъ концѣ внутренней колбы, въ которомъ помѣщается утолщенный конецъ осевого цилиндра, описываемая сѣть окружаетъ болѣе или менѣе толстымъ слоемъ все утолщеніе, при чемъ здѣсь нетрудно констатировать, что между этою сѣтью и неврофибриллами концевого вздутія нѣтъ никакой органической связи. Неврофибриллы этого утолщенія у утятъ являются относительно толстыми, совершенно черными и образуютъ чаще всего болѣе широкопетлистую сѣть, чѣмъ у взрослыхъ животныхъ. Благодаря этому нерѣдко весьма отчетливо замѣтна непосредственная связь между отдѣльными неврофибриллами и видно, что онѣ образуютъ, дѣйствительно, настоящую сѣть (рис. 24).

Далѣе, иногда неврофибриллы импрегнируются только въ осевомъ цилиндрѣ и ближайшей къ нему части концевого утолщенія, или же въ немъ онѣ совсѣмъ остаются неимпрегнированными. Тогда, въ первомъ случаѣ часть утолщенія, во второмъ—все оно,—представляются свѣтлыми и рѣзко очерчиваются окружающею ихъ сѣточкою внутренней колбы. Часто, измѣняя лишь фокусное разстояніе, можно убѣдиться въ томъ, что позади неимпрегнированного утолщенія находится означенная сѣточка колбы.

Если принять во вниманіе тотъ фактъ, что, какъ мы говорили выше, внутренняя колба по периферіи бываетъ усажена шипиками, то мнѣ думается, можно будетъ объяснить себѣ, почему я прежде, основываясь на изученіи препаратовъ, окрашенныхъ метиленовою синью, пришелъ къ тому выводу, что отъ осевого цилиндра отходятъ боковыя вѣточки, оканчивающіяся между клѣтками внутренней колбы. На препаратахъ, обработанныхъ указаннымъ способомъ, въ нѣкоторыхъ тѣльцахъ нерѣдко интенсивно окрашиваются (вѣрнѣе, перекрашиваются) осевой цилиндръ и элементы внутренней колбы. Тогда осевой цилиндръ сливается съ внутренней колбой и получаетъ видъ болѣе или менѣе толстаго тяжа, усаженнаго какъ бы боковыми

отпрысками, которые ошибочно и были приняты мною за боковыя вѣточки осевого цилиндра. Сдѣлать такую ошибку въ то время, когда я работалъ, было тѣмъ болѣе возможно и простительно, что препараты, благодаря ихъ толщинѣ, приходилось разсматривать при относительно слабыхъ объективахъ (объект. 8а Рейхерта).

Такимъ образомъ, на основаніи всего изложеннаго, я не сомнѣваюсь въ томъ, что внутренняя колба построена изъ густой сѣти тонкихъ нитей, окутывающей въ видѣ довольно толстаго слоя весь осевой цилиндръ и возникшія отъ его дѣленія вѣточки (въ сложныхъ тѣльцахъ и въ аппаратахъ съ нѣсколькими колбами) вмѣстѣ съ ихъ концевыми утолщеніями.

Неврофибриллы осевого цилиндра не имѣютъ никакого непосредственнаго отношенія къ нитямъ внутренней колбы. Что касается происхожденія нитей, образующихъ мантію, то объ этомъ будетъ сказано при описаніи клѣтокъ внутренней колбы.

На препаратахъ кожицы утятъ и тридцатидневныхъ гусиныхъ эмбріоновъ выступаютъ еще и другія, по моему мнѣнію, небезынтересныя детали въ строеніи тѣлецъ Гербста. Громадное большинство послѣднихъ имѣетъ уже вполнѣ развитую внутреннюю колбу съ окружающими ее клѣтками колбы и лежащимъ въ ней осевымъ цилиндромъ, оканчивающимся характернымъ утолщеніемъ. Но рядомъ съ такими почти вполнѣ развитыми тѣльцами встрѣчаются еще и развивающіяся формы. Во внутренней колбѣ такихъ тѣлецъ помѣщается толстый осевой цилиндръ, оканчивающійся большимъ, булавовидной формы утолщеніемъ, которое, однако, не достигаетъ слѣпого конца колбы, а находится, приблизительно, посединѣ ея, или же на уровнѣ $^2/_3$ всей длины колбы. Вся остальная половина или $^1/_3$ совершенно уже развитой внутренней колбы, не заключающая въ себѣ осевого цилиндра, занята исключительно сѣтью тонкихъ нитей (рис. 29 и 30). Нерѣдко въ подобныхъ случаяхъ значительная часть осевого цилиндра представляется колбообразно вздутой, а иногда отъ свободнаго конца послѣдняго отходятъ одинъ или два короткихъ отпрыска. Въ осевомъ цилиндрѣ обыкновенно от-

лично видны неврофибриллы, а въ самомъ вздутіи—густая сѣть, образованная ими (рис. 29 и 30).

Присутствіе во внутренней колбѣ толстыхъ осевыхъ цилиндровъ съ только что упомянутыми вздутіями, лежащими на нѣкоторомъ, иногда довольно значительномъ, разстояніи отъ верхушки колбы, я объясняю себѣ тѣмъ, что въ подобнаго рода тѣльцахъ ростъ осевого цилиндра совершается медленнѣе роста самой внутренней колбы. Такія концевыя утолщенія смѣло можно назвать „конусами роста“ осевого цилиндра, отъ которыхъ эти утолщенія ничѣмъ не отличаются по существу.

Что касается громаднаго большинства другихъ вполнѣ уже развитыхъ тѣлецъ, то, понятно, что и въ нихъ происходитъ дальнѣйшій ростъ внутренней колбы вмѣстѣ съ находящимся въ ней осевымъ цилиндромъ, но онъ совершается равномѣрно, т. е. концевое утолщеніе осевого цилиндра все время занимаетъ слѣпой конецъ колбы.

Только что приведенныя данныя, между прочимъ, даютъ мнѣ основаніе высказать предположеніе, что, вообще, разнообразныя по своей формѣ и величинѣ утолщенія, которыми оканчиваются осевые цилиндры или ихъ развѣтвленія въ разныхъ концевыхъ нервныхъ аппаратахъ, собственно говоря, могутъ быть разсматриваемы, какъ „конусы роста“, остановившіеся въ своемъ дальнѣйшемъ ростѣ и развитіи.

Клѣтки внутренней колбы. Подъ этимъ названіемъ, какъ извѣстно, описываются въ тѣльцахъ Гербста особые клѣточные элементы, располагающіеся въ одинъ рядъ по обѣ стороны (направо и налѣво) внутренней колбы на всемъ ея протяженіи. Какова форма, структура и отношеніе означенныхъ клѣтокъ къ осевому цилиндру—объ этомъ, насколько я могу судить по имѣющимся литературнымъ даннымъ, пока существуютъ весьма скудныя свѣдѣнія.

Такъ, напр., Ванъ-де-Вельде говоритъ объ нихъ слѣдующее: „Въ такъ называемыхъ осязательныхъ клѣткахъ, которыя ограничиваютъ внутреннюю мантію, замѣтно, главнымъ образомъ, только ядро съ отчетливымъ ядрышкомъ, слой же протоплазмы можно едва различить лишь въ отдѣльныхъ мѣстахъ“ (стран. 242). Ботезатъ считаетъ

клѣтки внутренней колбы осязательными клѣтками на томъ основаніи, что боковыя вѣточки, отходящія отъ осевого цилиндра, оканчиваются на ихъ поверхности осязательными дисками.

Примѣняя указанные выше методы (фиксированіе слабой смѣсью Флеминга и окрашиваніе срѣзовъ желѣзнымъ гематоксилиномъ, видоизмѣненный мною способъ Рамонъ-Кахаля, въ особенности же способъ Гольджи и пр.), я могу дополнить существующія объ этихъ клѣткахъ данныя.

Обычно о присутствіи описываемыхъ клѣтокъ мы судимъ по ихъ ядрамъ, которыя, располагаясь на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга, въ одинъ рядъ, окружаютъ съ обѣихъ сторонъ и сверху всю внутреннюю колбу. Количество этихъ клѣтокъ, а, слѣдовательно, и ядеръ, колеблется отъ 6 до 24 и даже больше, въ зависимости отъ длины внутренней колбы. Напр., въ кожицѣ клюва поморника встрѣчаются тѣльца, въ которыхъ можно сосчитать болѣе 40 ядеръ вокругъ одной внутренней колбы (рис. 7). У верхушки колбы помѣщается одно, два ядра, у основанія же ея они очень часто встрѣчаются, начиная съ того мѣста, гдѣ мякотное нервное волокно теряетъ мякоть. Въ тѣльцахъ съ нѣсколькими внутренними колбами—каждая колба имѣетъ свои клѣтки. Что касается формы ядеръ, то она бываетъ—болѣе или менѣе круглая, овальная и яйцевидная, но, помимо того, встрѣчаются ядра и подковообразной формы, при чемъ, въ общемъ, всѣ они представляются нѣсколько сплюснутыми. Ядерная сѣть довольно густа и заключаетъ много зернышекъ нуклеина (хроматина), изъ которыхъ, какъ это оказывается на срѣзахъ, окрашенныхъ смѣсью Эрлиха-Біонди, одни оказываются окси—другія базофильными; первыхъ значительно больше, чѣмъ послѣднихъ, почему ядра клѣтокъ колбы слѣдуетъ причислить къ ядрамъ, богатымъ базинуклеиномъ.

Въ каждомъ ядрѣ находится отъ 1 до 3—5 довольно крупныхъ, шаровидной, овальной и яйцевидной формы ядрышекъ. На препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи и затѣмъ окрашенныхъ квасцовымъ карминомъ или гематоксилиномъ, легко замѣтить, что ядрышки построены изъ двухъ веществъ: одно образуетъ большую часть ядрышка

и окрашивается указанными красками, другое же состоитъ изъ группы очень мелкихъ зернышекъ, которыя сильно импрегнируются серебромъ и представляются черными (рис. 11, 24, 29 и 30).

Группы этихъ аргентофильныхъ зернышекъ располагаются въ ядрышкахъ различно: онѣ то помѣщаются у одного, то у обоихъ полюсовъ ядрышка, то, наконецъ, у одного полюса лежитъ одна, у другого же—двѣ группы зернышекъ, расположенныхъ на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга (рис. 11, 24, 29 и 30). На препаратахъ, фиксированныхъ по Ленгоссеку и окрашенныхъ смѣсью Эрлиха—Біонди, означенныя зернышки получаютъ, зеленый, а вся остальная часть ядрышка—розовый цвѣтъ.

Дѣленія ядеръ описываемыхъ клѣтокъ прямого или каріокинетическаго мнѣ не приходилось встрѣчать у взрослыхъ животныхъ, наоборотъ, у утятъ и гусиныхъ эмбріоновъ нерѣдко попадаются дѣлящіяся каріокинетически ядра.

Для того, чтобы видѣть форму тѣла самыхъ клѣтокъ колбы, лучше всего, насколько это показали мои наблюденія, фиксировать препараты слабою смѣсью Флеминга или жидкостью Карнуа и затѣмъ срѣзы окрасить желѣзнымъ гематоксилиномъ или по способу Маллори. Но особенно отчетливыя картины даетъ обработка препаратовъ по Гольджи, хотя, правда, далеко не всегда, пользуясь этимъ способомъ, можно получить надлежащую импрегнацію клѣтокъ. Очень часто внутренняя колба импрегнируется слишкомъ слабо, или же, наоборотъ, слишкомъ сильно, и тогда вся она представляется темно-коричневою или черною. Въ кожицѣ клюва и въ языкѣ гуся, а равно у молодыхъ животныхъ, клѣтки внутренней колбы, вообще, импрегнируются легче, чѣмъ, напримѣръ, у утки или старыхъ животныхъ.

На препаратахъ, обработанныхъ однимъ изъ указанныхъ способовъ, можно констатировать, что описываемыя клѣтки имѣютъ форму довольно толстыхъ угловатыхъ пластинокъ (рис. 25, 27 и 28), края которыхъ не соприкасаются другъ съ другомъ, а слѣдовательно, и самыя клѣтки не составляютъ вокругъ внутренней колбы замкнутаго со всѣхъ

сторонъ футляра. Такимъ образомъ, тѣла этихъ клѣтокъ лишь справа и слѣва отдѣляютъ, и то не совсѣмъ, внутреннюю колбу отъ наружной, между тѣмъ какъ спереди и сзади внутренняя колба непосредственно соприкасается съ наружной. Нерѣдко тѣла всѣхъ или только нѣкоторыхъ изъ описываемыхъ клѣтокъ поставлены подъ болѣе или менѣе острымъ угломъ къ продольной оси колбы, при чемъ вершина угла бываетъ направлена то къ слѣпому концу, то, наоборотъ, къ основанію ея (рис. 25).

Въ тѣлѣ клѣтокъ иногда ясно выступаютъ тонкія перекрещивающіяся другъ съ другомъ фибриллы (рис. 25), а на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи, кромѣ того, въ каждой клѣткѣ чрезвычайно отчетливо обозначается ретикулярный аппаратъ. Онъ представляетъ собою, какъ и въ клѣткахъ наружной колбы, клубочекъ тонкихъ извитыхъ и связанныхъ между собою нитей.

Ретикулярные аппараты всегда занимаютъ опредѣленное положеніе, а именно, въ каждой клѣткѣ они прилегаютъ къ той сторонѣ ядра, которая обращена къ внутренней колбѣ (рис. 7, 10, 11, 12, 14, 16, 22); рѣдко тотъ или другой аппаратъ лежитъ ближе къ одному изъ полюсовъ ядра или у самаго полюса. Обыкновенно означенные аппараты имѣютъ относительно небольшую величину, круглую или овальную форму, или же иногда являются слегка вытянутыми (рис. 7, 14 и др.). Въ нѣкоторыхъ случаяхъ удается замѣтить, что въ томъ мѣстѣ ядра, гдѣ къ нему прилегаетъ аппаратъ, находится неглубокая вырѣзка.

Кромѣ ретикулярнаго аппарата, въ клѣткахъ внутренней колбы, послѣ обработки препаратовъ по Гольджи, а, главнымъ образомъ, по видоизмѣненному Колачевымъ способу Сьёвалля, ясно выступаютъ хондріозомы въ видѣ хондріоконтовъ и митохондрій (рис. 26, 28). Хондріозомы помѣщаются какъ въ тѣлѣ клѣтокъ, такъ и въ отходящихъ отъ него отросткахъ (см. ниже) въ большомъ количествѣ; изъ нихъ же, какъ мы это видѣли и по отношенію къ клѣткамъ наружной колбы, построены, повидимому, ретикулярные аппараты.

Ко всему сказанному о тѣлѣ клѣтокъ колбы нужно еще прибавить, что ядро содержащая часть ихъ тѣла, въ

большей или меньшей степени, выпячивается за край внутренней колбы.

Что касается вопроса объ отношеніи означенныхъ клѣтокъ къ самой колбѣ, то онъ, какъ мнѣ кажется, въ достаточной мѣрѣ выясняется на тѣхъ же препаратахъ, на которыхъ отчетливо замѣтна форма клѣтокъ колбы. Прежде всего, мы видимъ, что отъ тѣла каждой клѣтки отходятъ болѣе или менѣе толстые и широкіе отростки, которые направляются внутрь колбы, многократно дѣлятся и, наконецъ, распадаются на множество нитей (рис. 25, 27). Послѣднія, переплетаясь и соединяясь другъ съ другомъ, образуютъ описанную выше густѣйшую узкопетлистую сѣточку, поддерживающую нервный аппаратъ, заключенный во внутренней колбѣ. Часть этой войлокообразной сѣточки, понятно, заполняетъ и промежутки, остающіеся между тѣлами клѣтокъ колбы.

На препаратахъ, обработанныхъ по способу Сьёвалля, измѣненному Колачевымъ, вмѣсто только что описанной сѣточки мы видимъ множество безпорядочно расположенныхъ хондріозомъ (рис. 26, 28), какъ бы облѣпляющихъ въ видѣ болѣе или менѣе толстаго слоя концевой нервный аппаратъ. Послѣдній во многихъ случаяхъ болѣе или менѣе ясно импрегнируется осміемъ одновременно съ хондріозомами, которыя, какъ указывалось выше, залегаютъ въ тѣлѣ и отросткахъ клѣтокъ внутренней колбы.

Итакъ, основываясь на своихъ наблюденіяхъ, я могу сказать, что клѣтки внутренней колбы никоимъ образомъ нельзя разсматривать, какъ осязательныя клѣтки. Во-первыхъ, онѣ не имѣютъ никакого отношенія къ оканчивающимся въ колбѣ осевому цилиндру или его развѣтвленіямъ; во-вторыхъ, по своей формѣ, структурѣ и отношенію своему къ внутренней колбѣ, описываемыя клѣтки рѣзко отличаются отъ типичныхъ осязательныхъ клѣтокъ. Спрашивается теперь, къ какимъ же элементамъ должны быть причислены клѣтки внутренней колбы? Все, что говорилось объ нихъ выше—ихъ форма, строеніе, образованіе отростками этихъ клѣтокъ сѣти, окутывающей заключенное въ колбѣ нервное окончаніе, отсутствіе всякой связи съ этимъ окончаніемъ, указываетъ намъ, что клѣтки внутренней

колбы должны быть причислены къ поддерживающимъ элементамъ. Мало того, мнѣ думается, что онѣ представляютъ собою не что иное, какъ клѣтки неврилеммы, принадлежащей оканчивающимся въ тѣльцахъ мякотнымъ нервнымъ волокнамъ.

Въ самомъ дѣлѣ, мякотное волокно, проходя черезъ наружную колбу тѣльца, какъ извѣстно, сохраняетъ мякотную оболочку вплоть до самой внутренней колбы. На всемъ этомъ протяженіи въ немъ ясно видны ядра клѣтокъ неврилеммы или такъ назыв. клѣтокъ мякоти. Нерѣдко они попадаются у самаго основанія внутренней колбы. Затѣмъ, съ вступленіемъ нервнаго волокна въ колбу, мякоть исчезаетъ, а неврилемма, видимо, переходитъ на внѣшнюю поверхность колбы, клѣтки же неврилеммы остаются и сопровождаютъ осевой цилиндръ или его развѣтвленія въ видѣ клѣтокъ внутренней колбы. Отростки этихъ клѣтокъ, главнымъ образомъ, и составляютъ тотъ сѣтчатый футляръ, окружающій осевой цилиндръ, который мы называемъ внутренней колбой.

б) Видоизмѣненныя тѣльца Гербста.

(Рис. 31, 32 . . . . 39, 40).

Они встрѣчаются въ относительно небольшомъ количествѣ, главнымъ образомъ, въ кожицѣ клюва и языкѣ гуся вмѣстѣ съ типичными тѣльцами Гербста, имѣютъ такую же форму, какъ и эти послѣднія, но размѣры ихъ, въ общемъ, нѣсколько (иногда въ 2—3 раза) меньше. Далѣе, что касается способа окончанія нервовъ и количества внутреннихъ колбъ, то среди означенныхъ тѣлецъ я различаю простыя и сложныя формы съ одною и нѣсколькими (2—3) внутренними колбами.

1) Наружная колба,

по своему строенію, ничѣмъ существеннымъ не различается отъ таковой же типичныхъ тѣлецъ Гербста, но зато строеніе внутренней колбы и способъ окончанія въ ней нервовъ даютъ намъ возможность безъ особеннаго труда отличать ихъ отъ другихъ нервныхъ аппаратовъ описываемой группы.

2) Внутренняя колба.

Относительно внутренней колбы, прежде всего, необходимо отмѣтить, что она выражена гораздо слабѣе, чѣмъ въ типичныхъ тѣльцахъ Гербста. Тѣла клѣтокъ колбы съ ихъ ядрами почти никогда не располагаются правильно въ два ряда и большею частью не сопровождаютъ помѣщающіеся въ ней осевой цилиндръ или его развѣтвленія на всемъ ихъ протяженіи (рис. 31, 32 и др.). Кромѣ того, извѣстная, большая или меньшая, часть самаго осевого цилиндра, а равно и вѣточекъ, возникшихъ отъ его дѣленія, вмѣстѣ съ концевыми утолщеніями, въ громадномъ большинствѣ случаевъ, выходятъ за предѣлы внутренней колбы и лежатъ въ наружной колбѣ. Благодаря только что указаннымъ особенностямъ, описываемые нервные аппараты легко отличить отъ сходныхъ съ ними на первый взглядъ типичныхъ тѣлецъ Гербста.

Ядра клѣтокъ внутренней колбы имѣютъ круглую, овальную или яйцевидную форму и располагаются на различномъ разстояніи другъ отъ друга, въ количествѣ отъ 7 до 10 и большемъ (въ зависимости отъ длины колбы), то въ самой периферической части колбы (въ простыхъ тѣльцахъ), то одни у ея периферіи, другія же болѣе или менѣе отодвинуты къ осевой части колбы (въ сложныхъ тѣльцахъ) (рис. 31, 32, 33 и др.). Развѣтвленіями отростковъ клѣтокъ колбы образуется нѣжная сѣточка, окутывающая осевой цилиндръ (въ простыхъ тѣльцахъ) или происшедшія путемъ его дѣленія вѣточки (въ сложныхъ тѣльцахъ), а равно и концевыя утолщенія въ той ихъ части, которая помѣщается во внутренней колбѣ.

1. Простыя видоизм. тѣльца Гербста (рис. 31, 32, 33, 34, 35 и рис. 1 и 2 въ текстѣ).

Къ основанію каждаго простого тѣльца подходитъ одно тонкое мякотное нервное волокно, сопровождаемое тонкой периневральной оболочкой. Затѣмъ оно проникаетъ въ наружную колбу, проходитъ въ ней болѣе или менѣе

длинный путь, смотря по размѣрамъ тѣльца и достигнувъ основанія внутренней колбы, утрачиваетъ мякотную оболочку. Но нерѣдки и такіе случаи, когда мякотное нервное волокно теряетъ мякоть на большемъ или меньшемъ разстояніи отъ внутренней колбы, или же, наоборотъ, въ начальной части послѣдней. Это, между прочимъ, также можетъ служить отличіемъ описываемыхъ аппаратовъ отъ типичныхъ тѣлецъ Гербста.

Обыкновенно на всемъ протяженіи мякотнаго нервнаго волокна, отъ основанія наружной—до основанія внутренней колбы, ясно выступаютъ ядра, а иногда и тѣла клѣтокъ неврилеммы.

Осевой цилиндръ волокна всегда представляется въ видѣ очень тонкой нити, въ которой лишь при помощи сильныхъ объективовъ, и то, главнымъ образомъ, на слегка утолщенныхъ ея мѣстахъ, удается видѣть отдѣльныя тончайшія фибриллы. Въ очень рѣдкихъ случаяхъ онъ имѣетъ нѣсколько большую толщину, и тогда яснѣе замѣтенъ составъ его изъ нѣсколькихъ неврофибриллъ. Незначительная толщина осевого цилиндра является характерною особенностью, постоянно присущею видоизмѣненнымъ тѣльцамъ Гербста.

Проникнувъ во внутреннюю колбу, голый осевой цилиндръ идетъ по средней части колбы, на этомъ пути не мѣняетъ своего діаметра или только мѣстами немного утолщается и не отдаетъ отъ себя никакихъ боковыхъ вѣточекъ. Въ слѣпомъ концѣ внутренней колбы онъ оканчивается маленькимъ грушевидной, овальной или яйцевидной формы утолщеніемъ (рис. 31, и 32). Послѣднее или цѣликомъ окружается тонкимъ слоемъ вещества колбы, или же основаніе его лежитъ въ самой колбѣ, а верхушка, большею частью нѣсколько суженная, находится въ наружной колбѣ.

Иногда осевой цилиндръ образуетъ предварительно овальной формы утолщеніе почти у самой верхушки внутренней колбы, затѣмъ дѣлаетъ дугообразный изгибъ, выходитъ за предѣлы колбы и почти тотчасъ же оканчивается точно такимъ же утолщеніемъ въ наружной колбѣ (рис. 35).

Однако, чаще всего тонкій осевой цилиндръ, достигнувъ верхушки внутренней колбы и образовавъ здѣсь нерѣдко небольшую петлю, проникаетъ затѣмъ въ наружную колбу. Въ этой послѣдней онъ обычно изгибается дугообразно въ большей или меньшей степени и вскорѣ оканчивается типичнымъ утолщеніемъ (рис. 34). Но часто осевой цилиндръ, войдя въ наружную колбу и помѣщаясь между ея плетенками, направляется внизъ и, приблизи-

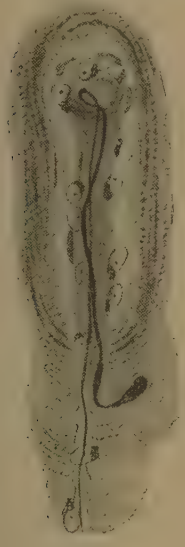


Рис. 1.

Рис. 2.

Рис. 1 и 2. Простыя видоизмѣненныя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва гуся. Обработка по способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4. Уменьшено на 1/3.

тельно, на уровнѣ средней части или основанія внутренней колбы, или иногда даже почти у основанія самой наружной колбы оканчивается той или иной формы утолщеніемъ (рис. 1 въ текстѣ).

На всемъ указанномъ, часто значительномъ, протяженіи (въ зависимости отъ длины внутренней колбы), отъ мѣста своего выхода изъ внутренней колбы до концевого утолщенія, какъ осевой цилиндръ, такъ и само утолщеніе

не окутываются сѣточкой, образуемой развѣтвленіями отростковъ клѣточныхъ элементовъ внутренней колбы. Лишь въ относительно рѣдкихъ случаяхъ очень тонкій, едва замѣтный слой означенной сѣточки, являясь продолженіемъ таковой же внутренней колбы, сопровождаетъ осевой цилиндръ на нѣкоторомъ, большемъ или меньшемъ, протяженіи и въ наружной колбѣ; здѣсь означенный слой или постепенно исчезаетъ безслѣдно, или иногда продолжается даже на концевое утолщеніе.

Нерѣдко внутренняя колба дугообразно изгибается, или же, приблизительно, въ верхней своей трети, образуетъ петлю, лежащую въ плоскости поперечника тѣльца (рис. 32 и 33). Въ указанныхъ тѣльцахъ осевой цилиндръ повторяетъ изгибы колбы и оканчивается утолщеніемъ у ея верхушки или проникаетъ въ наружную колбу и, теряя постепенно сѣтчатое влагалище, оканчивается въ наружной колбѣ (рис. 33).

Во многихъ случаяхъ осевой цилиндръ, достигнувъ верхушки внутренней колбы, дѣлаетъ петлю и направляется обратно къ ея основанію, а затѣмъ проникаетъ въ наружную колбу; въ послѣдней онъ нерѣдко идетъ почти до мѣста вступленія въ нее нервнаго волокна и, образовавъ петлю, оканчивается утолщеніемъ между плетенками наружной колбы (рис. 2 въ текстѣ). На всемъ своемъ пути, отъ основанія внутренней колбы, до такового же наружной, осевой цилиндръ не окружается сѣтчатымъ футляромъ.

Обычно само концевое утолщеніе помѣщается въ какомъ либо изъ промежутковъ между внутренними или наружными плетенками, входящими въ составъ наружной колбы.

Такимъ образомъ, во всѣхъ описанныхъ случаяхъ поддержкой для той части осевого цилиндра съ его концевымъ утолщеніемъ, которая лежитъ въ наружной колбѣ, служатъ преимущественно нити, связующія отдѣльныя плетенки, и лишь отчасти тонкая сѣточка, являющаяся продолженіемъ внутренней колбы. Слѣды этой сѣточки, какъ мы видѣли выше, сопровождаютъ участокъ осевого цилиндра, помѣщающійся въ наружной колбѣ, только

на нѣкоторомъ протяженіи или очень рѣдко они замѣтны до самого концевого утолщенія и даже вокругъ послѣдняго.

Что касается тонкой структуры концевыхъ утолщеній, то они, подобно тому какъ и въ типичныхъ тѣльцахъ Гербста, построены изъ сѣти неврофибриллъ и невроплазмы. Но означенныя утолщенія характеризуются тѣмъ, что входящія въ составъ ихъ неврофибриллы, можно сказать, неизмѣримо тонки, а образуемая ими сѣть на столько густа, что ее часто можно видѣть ясно только при сильныхъ объективахъ (рис. 31, 32, 33, 34 и 35).

2. Сложныя видоизм. тѣльца Гербста (рис. 36, 37, 38, 39, 40 и рис. 3 и 4 въ текстѣ)

отличаются отъ только что описанныхъ тѣмъ, что въ нихъ, въ самомъ простомъ случаѣ, осевой цилиндръ, войдя во внутреннюю колбу, дѣлится на различномъ разстояніи отъ ея верхушки на двѣ тонкихъ вѣточки (рис. 36). Дѣленіе обыкновенно происходитъ подъ болѣе или менѣе острымъ или тупымъ угломъ, при чемъ осевой цилиндръ на этомъ мѣстѣ иногда образуетъ трехугольное или неправильной формы утолщеніе, которое состоитъ изъ густой сѣточки неврофибриллъ. Чаще всего одна вѣточка направляется къ верхушкѣ внутренней колбы, затѣмъ проникаетъ черезъ нее въ наружную колбу, здѣсь петлевидно изгибается и, пройдя небольшое разстояніе горизонтально, оканчивается между плетенками колбы небольшимъ утолщеніемъ (рис. 36). Иногда подобная вѣточка, выйдя изъ внутренней колбы, тотчасъ же образуетъ концевое утолщеніе овальной, яйцевидной или грушевидной формы. Что касается второй вѣточки, то она достигаетъ верхушки внутренней колбы, послѣ чего дѣлаетъ дугообразный изгибъ, идетъ далѣе въ обратномъ направленіи, къ основанію колбы, опять петлевидно изгибается и вскорѣ, проникнувъ въ наружную колбу, оканчивается вздутіемъ (рис. 36). Нерѣдко вторая вѣточка идетъ прямо, не изгибаясь, къ основанію внутренней колбы и тутъ образуетъ концевое вздутіе. Бываютъ и такіе случаи, когда обѣ вѣточки, возникшія отъ дѣленія осевого цилиндра, направ-

BOSTON
DEC 29 1962
MEDICAL LIBRARY

ляются къ верхушкѣ внутренней колбы, выходятъ за ея предѣлы въ наружную колбу, расходятся въ ней въ разныя стороны или идутъ, дугообразно изгибаясь, въ одномъ направленіи, послѣ чего каждая изъ нихъ, раньше или позже, оканчивается утолщеніемъ. Кромѣ того, очень часто попадаются тѣльца, въ которыхъ осевой цилиндръ вступаетъ во внутр. колбу и идетъ до самой ея верхушки. Здѣсь онъ впервые Т—образно дѣлится на двѣ вѣточки, которыя вскорѣ входятъ въ наружную колбу, направляются къ основанію послѣдней и раньше или позже оканчиваются различной величины утолщеніями (рис. 3 въ текстѣ).

Однако, рядомъ съ описанными, постоянно встрѣчаются и болѣе сложныя формы этихъ тѣлецъ. Такъ, напр., довольно часто мякотное нервное волокно уже въ начальной части наружной колбы теряетъ мякоть и неврилемму, послѣ чего осевой цилиндръ волокна тотчасъ же вилообразно дѣлится на двѣ вѣточки. Обѣ онѣ вступаютъ во внутреннюю колбу, направляются болѣе или менѣе параллельно, слегка извиваясь, къ верхушкѣ ея, при чемъ здѣсь одна изъ нихъ образуетъ небольшое утолщеніе и дѣлится вновь на длинную и короткую вѣточки, которыя опять идутъ къ основанію колбы. Первая выходитъ изъ колбы у ея основанія и, сдѣлавъ петлю, оканчивается въ наружной колбѣ довольно большимъ, неправильной формы, утолщеніемъ, короткая же вѣточка образуетъ концевое утолщеніе, приблизительно, въ средней части внутренней колбы (рис. 37). Что касается судьбы второй вѣточки, то она на близкомъ разстояніи отъ верхушки колбы оканчивается вздутіемъ, отъ основанія котораго отходитъ внизъ тонкая вѣточка. Послѣдняя въ нижней трети внутр. колбы образуетъ небольшое овальной формы вздутіе (рис. 37).

Далѣе, попадаются тѣльца, въ которыхъ осевой цилиндръ, слегка извиваясь во внутренней колбѣ, на нѣкоторомъ разстояніи отъ верхушки послѣдней, дѣлаетъ дугообразный изгибъ, идетъ къ противоположному концу колбы, опять образуетъ петлю, послѣ чего конецъ его выходитъ за предѣлы означенной колбы и оканчивается утолщеніемъ. Кромѣ того, отъ осевого цилиндра отдѣ-

ляются еще двѣ вѣточки: одна, приблизительно, отъ средней части восходящаго его колѣна, другая на мѣстѣ дугообразнаго изгиба. Первая изъ нихъ, пройдя нѣкоторое разстояніе, оканчивается утолщеніемъ въ наружной колбѣ, вторая же направляется къ верхушкѣ внутренней колбы и у самой ея периферіи образуетъ концевое вздутіе (рис. 4 въ текстѣ).

Нерѣдко осевой цилиндръ входитъ во внутреннюю колбу тѣльца и тотчасъ же дѣлится на три вѣточки,

Рис. 3.

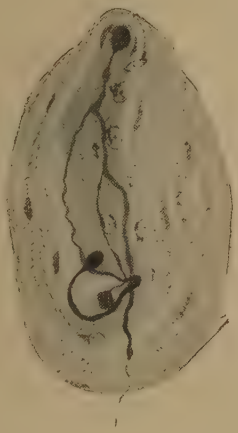


Рис. 4.

Рис. 3 и 4. Сложныя видоизмѣненныя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва гуся. Обработка по Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4. Уменьшено на 1/3.

которыя, достигнувъ немного расширенной верхушки колбы, распадаются на нѣсколько тонкихъ, мѣстами немного утолщающихся вѣточекъ. Эти послѣднія перекрещиваются другъ съ другомъ, извиваются въ большей или меньшей степени и затѣмъ оканчиваются различной величины утолщеніями; нѣкоторыя изъ означенныхъ вѣточекъ предварительно выходятъ за предѣлы внутренней колбы.

Встрѣчаются часто и такія сложныя тѣльца, въ которыхъ вѣточки, возникшія отъ дѣленія осевого цилиндра

у основанія внутренней колбы, направляются къ верхушкѣ ея и на этомъ пути вновь распадаются на нѣсколько вѣточекъ. Послѣднія, достигнувъ верхушки колбы, дѣлаютъ дугообразный изгибъ и спускаются къ основанію колбы, здѣсь петлевидно изгибаются, послѣ чего опять возвращаются къ верхушкѣ колбы, и, наконецъ, каждая изъ нихъ оканчивается утолщеніемъ. Обычно, нѣкоторыя изъ описанныхъ вѣточекъ проникаютъ въ наружную колбу, гдѣ и образуютъ концевое утолщеніе. Такимъ путемъ во внутренней колбѣ образуется родъ клубочка, составленнаго изъ перепутанныхъ другъ съ другомъ, петлевидно изогнутыхъ и очень тонкихъ развѣтвленій осевого цилиндра, не связанныхъ между собою и оканчивающихся частью въ наружной, частью же во внутренней колбахъ (рис. 38 и 39).

Этотъ своеобразный концевой аппаратъ можетъ, въ особенности на препаратахъ, окрашенныхъ метиленовою синью, симулировать собою окончанія нервныхъ волоконъ второго рода, описанныя впервые Тимофеевымъ (28) въ нѣкоторыхъ генитальныхъ тѣльцахъ.

Изъ всего изложеннаго мы видимъ, что видоизмѣненныя тѣльца Гербста характеризуются слѣдующими особенностями: 1) Они имѣютъ слабо развитую внутреннюю колбу съ небольшимъ количествомъ клѣтокъ, которыя (а равно и ядра ихъ) не располагаются правильно въ два ряда, какъ это имѣетъ мѣсто въ типичныхъ тѣльцахъ Гербста. 2) Какъ осевые цилиндры, оканчивающіеся во внутренней колбѣ, такъ и развѣтвленія ихъ отличаются весьма незначительной толщиной. 3) Большая или меньшая часть осевого цилиндра (въ простыхъ тѣльцахъ), или же нѣкоторыхъ вѣточекъ, возникшихъ отъ его дѣленія (въ сложныхъ тѣльцахъ), помѣщаются и оканчиваются не во внутренней, а въ наружной колбѣ. 4) Та часть осевого цилиндра или нѣкоторыхъ изъ его развѣтвленій, которыя лежатъ въ наружной колбѣ, совсѣмъ не окружены или покрыты лишь на извѣстномъ, большемъ или меньшемъ, протяженіи тонкимъ сѣтчатымъ футляромъ. Вся остальная ихъ часть, вмѣстѣ съ концевыми утолщеніями, лишена названнаго футляра или сохраняетъ едва замѣтные его слѣды.

Среди описываемыхъ тѣлецъ встрѣчаются тѣльца съ нѣсколькими внутренними колбами. Обыкновенно, насколько я могъ замѣтить, внутренняя колба вблизи своего основанія дѣлится на двѣ или три, въ большей или меньшей степени извитыя, колбы. Кромѣ того, каждая колба или только нѣкоторыя изъ нихъ часто, въ свою очередь, распадаются на двѣ болѣе или менѣе короткихъ и дугообразно изогнутыхъ колбы. Осевой цилиндръ въ подобнаго рода тѣльцахъ постепенно дѣлится на опредѣленное количество вѣточекъ, соотвѣтственно количеству колбъ въ данномъ тѣльцѣ. Развѣтвленія эти мѣстами представляются утолщенными и затѣмъ оканчиваются въ слегка вздутой верхушкѣ каждой колбы характерными утолщеніями, или же предварительно распадаются на 2—3 короткихъ вѣточки.

Иногда внутренняя колба имѣетъ видъ узкой длинной дуги, отъ верхней части которой отходитъ болѣе или менѣе короткая боковая колба. Осевой цилиндръ въ подобныхъ тѣльцахъ дѣлится ⊤-образно на 2 вѣточки, оканчивающіяся утолщеніями (рис. 40).

Далѣе, въ означенныхъ, какъ и въ описанныхъ уже тѣльцахъ съ одной внутренней колбой, мы постоянно наблюдаемъ, что та или другая вѣточка выходитъ изъ своей внутренней колбы въ наружную колбу и въ ней, пройдя часто довольно большое разстояніе, оканчивается вздутіемъ (рис. 40).

в) Тѣльца Гербста-Грандри.

(Рис. 41, 42, 43, 44 и 45).

Означенныя тѣльца, по своему строенію, сходны какъ съ тѣльцами Гербста, такъ и Грандри. Къ первымъ ихъ приближаетъ существованіе наружной и внутренней колбъ, ко вторымъ—присутствіе типичныхъ Меркелевскихъ, или осязательныхъ, клѣтокъ. Тѣльца эти имѣютъ шаровидную, овальную, яйцевидную или цилиндрическую форму и иногда представляются слегка изогнутыми. Величина ихъ, въ общемъ, въ нѣсколько разъ меньше величины типичныхъ тѣлецъ Гербста, при чемъ они встрѣчаются хотя и постоянно, но въ очень ограниченномъ количествѣ. Изъ

всѣхъ изслѣдованныхъ мною птицъ я нашелъ пока ихъ только въ кожицѣ клюва и языкѣ гуся, но не подлежитъ сомнѣнію, что они имѣются и у другихъ птицъ.

1) Наружная колба

этихъ тѣлецъ имѣетъ сѣтчатое строеніе, но въ ней нѣтъ такихъ концентрически расположенныхъ плетенокъ, какія мы обычно находимъ въ большинствѣ тѣлецъ Гербста. Клѣтки наружной колбы разбросаны въ разныхъ ея мѣстахъ, безъ особой правильности, и ничѣмъ не отличаются отъ подобныхъ же клѣтокъ другихъ тѣлецъ, при чемъ нѣкоторыя изъ нихъ непосредственно прилегаютъ къ внѣшней поверхности внутренней колбы, начиная отъ основанія до верхушки послѣдней (рис. 42, 44).

2) Внутренняя колба

имѣетъ, приблизительно, такой же діаметръ, какъ и въ типичныхъ тѣльцахъ Гербста. Верхушка ея является сильно вздутой, но сама она въ этомъ мѣстѣ выступаетъ менѣе рѣзко, чѣмъ въ остальной своей части (рис. 41, 42, 43). Въ тѣльцахъ шаровидной формы длина и толщина внутренней колбы значительно меньше, верхушка же, наоборотъ, довольно сильно развита.

Что касается клѣтокъ внутренней колбы, то однѣ изъ нихъ лежатъ въ периферическомъ слоѣ внутр. колбы, другія—ближе къ осевому цилиндру, но, въ общемъ, ихъ гораздо меньше, чѣмъ въ типичныхъ тѣльцахъ Гербста, и ядра этихъ клѣтокъ очень рѣдко располагаются въ два ряда, по обѣ стороны колбы. Въ этомъ отношеніи внутренняя колба описываемыхъ тѣлецъ вполнѣ походитъ на колбу видоизмѣненныхъ тѣлецъ Гербста.

Въ шаровидной формы тѣльцахъ, въ периферическомъ поясѣ вздутой верхушки внутренней колбы, нерѣдко встрѣчается довольно много клѣтокъ. По своему строенію и характеру, клѣтки внутренней колбы тѣлецъ Гербста-Грандри не отличаются отъ такихъ же клѣтокъ уже описанныхъ мною нервныхъ аппаратовъ перваго и второго рода. Но, кромѣ этихъ клѣтокъ, въ утолщенной верхушкѣ колбы всякаго тѣльца Гербста-Грандри постоянно по-

мѣщается еще одна крупная типичная Меркелевская, или осязательная, клѣтка (рис. 42, 43, 45). Она имѣетъ видъ довольно толстой двояковыпуклой линзы круглой или овальной формы и построена совершенно такъ же, какъ осязательныя клѣтки въ нижеописанныхъ мною тѣльцахъ Грандри. По периферіи этой клѣтки располагается нѣсколько сплющенныхъ яйцевидной или овальной формы ядеръ, которыя принадлежатъ плоскимъ отростчатымъ клѣткамъ, составляющимъ капсулу Меркелевской клѣтки (рис. 41, 43, 44, 45). Сама клѣтка поставлена во внутренней колбѣ такъ, что одна часть края ея обращена къ верхушкѣ (верхній край), другая же — къ основанію колбы (нижній край).

Окончаніе нервовъ. Къ основанію каждаго тѣльца подходитъ обыкновенно одно толстое мякотное нервное волокно. Въ рѣдкихъ случаяхъ мнѣ попадались тѣльца, въ наружную колбу которыхъ вступали два нервныхъ волокна: одно болѣе или менѣе толстое мякотное, и другое—относительно тонкое, повидимому, безмякотное волокно (рис. 45). Достигнувъ основанія внутренней колбы, нервное волокно лишается мякоти и неврилеммы и входитъ во внутреннюю колбу въ видѣ голаго осевого цилиндра. Послѣдній, въ большинствѣ случаевъ, имѣетъ довольно значительную толщину, идетъ по осевой части колбы и нерѣдко слегка извивается. Неврофибриллы, изъ которыхъ онъ состоитъ, перекрещиваются и мѣстами, видимо, соединяются другъ съ другомъ, образуя сѣть съ вытянутыми въ длину петельками.

Подходя къ тому или другому мѣсту края или тѣла Меркелевской клѣтки, осевой цилиндръ становится шире и толще и, сдѣлавъ иногда небольшой дугообразный изгибъ, разсыпается вѣерообразно на неврофибриллы. Послѣднія многократно дѣлятся, соединяются между собою и, вмѣстѣ съ невроплазмой, образуютъ типичный осязательный дискъ (рис. 41, 43, 44), который непосредственно прилегаетъ къ одной изъ поверхностей клѣточнаго тѣла, или же къ правому или лѣвому его краю и, огибая этотъ послѣдній, покрываетъ нѣкоторую часть противоположной поверхности осязательной клѣтки (рис. 43).

Но очень часто осевой цилиндръ идетъ по правому или лѣвому краю клѣтки, становится толще, иногда образуетъ на этомъ пути нѣсколько вздутій, послѣ чего, обогнувъ половину или двѣ трети всего края клѣтки, оканчивается булавовиднымъ утолщеніемъ (рис. 45). Обыкновенно онъ представляется сплющеннымъ съ той стороны, которой соприкасается съ краемъ клѣточнаго тѣла, и въ то же время неврофибриллы осевого цилиндра многократно дѣлятся и составляютъ густую сѣть.

Наконецъ, въ нѣкоторыхъ случаяхъ осевой цилиндръ, подойдя къ краю клѣтки, расщепляется предварительно на двѣ вѣтви—тонкую и толстую, при чемъ первая раньше или позже, уже на поверхности самой клѣтки, присоединяется къ толстой вѣтви (рис. 42).

Что касается вопроса о судьбѣ болѣе тонкаго нервнаго волокна, которое иногда, какъ было упомянуто выше, вмѣстѣ съ толстымъ волокномъ подходитъ къ какому либо тѣльцу, то я могу лишь сказать, что это волокно было прослѣжено мною вплоть до края Меркелевской клѣтки (рис. 45). Принимая во вниманіе, что осязательныя клѣтки, какъ мы увидимъ ниже, всегда оплетаются снаружи развѣтвленіями осевыхъ цилиндровъ безмякотныхъ волоконъ, я предполагаю, что, быть можетъ, и данныя волокна принадлежатъ, именно, къ такимъ волокнамъ второго рода.

Итакъ, изъ только что сдѣланнаго описанія тѣлецъ Гербста-Грандри, мы видимъ, что въ нихъ соединены структурныя особенности какъ тѣлецъ Гербста, такъ и Грандри, почему я и рѣшилъ дать имъ соотвѣтствующее названіе.

Къ сказанному слѣдуетъ еще добавить, что и среди этихъ тѣлецъ иногда попадаются тѣльца съ двумя внутренними колбами—длинной и короткой. Утолщенный конецъ послѣдней обыкновенно бываетъ занятъ осязательной клѣткой меньшей величины, чѣмъ такой же конецъ длинной колбы.

(Продолженіе въ 3-емъ выпускѣ I тома).

ОБЪЯСНЕНІЯ РИСУНКОВЪ (Табл. X—XIII).

Всѣ рисунки исполнены при помощи рисовальнаго прибора Аббе и объективовъ микроскопа Цейса *).

Значеніе буквъ.

a.—Наружная колба.
b.—Ядра внутреннихъ клѣтокъ наружной колбы.
c.—Внутренняя колба.
d.—Ядра клѣтокъ внутренней колбы.
e—Меркелевскія, или осязательныя, клѣтки.
f.—Осязательные диски.
g.—Капсулярныя клѣтки.
h.—Мякотныя нервныя волокна.
i.—Осевые цилиндры.

Таблица X.

Рис. 1 и 2. Клѣтки наружной колбы тѣльца Гербста; въ одной клѣткѣ (рис. 2) виденъ ретикулярный аппаратъ. Гусь. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 3. Клѣтка наружной колбы тѣльца Гербста съ ретикулярнымъ аппаратомъ и хондріозомами. Утка. По способу Мевеса (импрегнація въ 2% растворѣ осміевой кислоты въ теченіе. 2 дней, по Колачеву). Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 4. Клѣтка внѣшней части наружной колбы тѣльца Гербста. Утка. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1. 30, ок. 4.

Рис. 5 и 6. Типичныя простыя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва утки (рис. 5) и гуся (рис. 6). По способу Гольджи. Рис. 5 сдѣланъ при апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4, а рис. 6—при апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 2.

Рис. 7. Типичное простое тѣльце Гербста изъ слизистой оболочки клюва поморника, (Lestris parasiticus). Видны клѣтки внутренней колбы и рядъ самыхъ внутреннихъ клѣтокъ наружной колбы. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 4.

---

*) Рисунки на всѣхъ таблицахъ уменьшены на 1/8.

Рис. 8 и 9. Поперечный (рис. 8) и продольный (рис. 9) разрѣзы булавовиднаго утолщенія, которымъ оканчивается осевой цилиндръ въ простомъ тѣльцѣ Гербста. Слизистая оболочка языка гуся. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4.

Рис. 10, 11, 12. Сложныя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва утки. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4. Рис. 11 сдѣланъ съ комп. ок. 12.

Таблица XI.

Рис. 13. Сложное тѣльце Гербста. Кожица клюва утки. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4.

Рис. 14. Сложное тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся. Въ тѣльце вступаютъ два нервныхъ волокна; осевой цилиндръ одного изъ нихъ (болѣе тонкаго) дѣлится во внутренней колбѣ на двѣ вѣточки, оканчивающіяся утолщеніями. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 2.

Рис. 15. Сложное тѣльце Гербста изъ слизистой оболочки языка гуся. Во внутренней колбѣ осевой цилиндръ дѣлится на три вѣточки, оканчивающіяся булавовидными утолщеніями. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 2.

Рис. 16 и 17. Простыя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва утки (16) и гуся (17) съ двумя внутренними колбами. На рис. 17 въ каждую внутреннюю колбу тѣльца вступаетъ осевой цилиндръ отдѣльнаго нервнаго волокна. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4.

Рис. 18 и 19. Простыя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва утки (рис. 18) и гуся (рис. 19) съ тремя изгибающимися внутренними колбами. По способу Гольджи. Апохр. 2, mm., ап. 1.30, ок. 4.

Рис. 20, 21 и 22. Сложныя тѣльца Гербста съ двумя внутренними колбами. Утка. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12 (рис. 20) и ок. 4 (рис. 21 и 22).

Рис. 23 и 24. Простыя тѣльца Гербста. Видна структура внутренней колбы. Кожица клюва четырехдневнаго утенка. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 25. Простое тѣльце Гербста. Видно строеніе внутренней колбы. Гусь. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Таблица XII.

Рис. 26. Часть внутренней колбы простого тѣльца Гербста изъ кожицы клюва гуся. Видны хондріозомы въ отросткахъ клѣтокъ внутренней колбы. По способу Мевеса (импрегнація въ 2% растворѣ осміевой кислоты въ теченіе 4 дней, по Колачеву). Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 12.

Рис. 27. Поперечный разрѣзъ черезъ простое тѣльце Гербста изъ кожицы клюва четырехдневнаго утенка. Смѣсь Флеминга, желѣзный гематоксилинъ + фуксинъ. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 28. Простое тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся. Видны хондріозомы въ клѣткахъ внутренней колбы. По способу Мевеса (импрегнація въ 2% растворѣ осміевой кислоты въ теченіе 4 дней, по Колачеву). Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 12.

Рис. 29 и 30. Простыя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва четырехдневнаго утенка. По способу Гольджи. Апохр, 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 8.

Рис. 31. Видоизмѣненное простое тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 4.

Рис. 32. Видоизмѣненное простое тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся съ дугообразно изогнутой внутренней колбой. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

Рис. 33. Видоизмѣненное тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся. Осевой цилиндръ изгибается дугообразно во внутренней колбѣ и, выйдя изъ нея, оканчивается въ наружной колбѣ. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 2.

Рис. 34. Видоизмѣненное простое тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся, съ дугообразно изогнутой въ верхней своей части внутр. колбой; концевое утолщеніе осевого цилиндра лежитъ въ наружной колбѣ. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 4 (полувыдвинутая труба).

Рис. 35. Видоизмѣненное простое тѣльце Гербста изъ слизистой оболочки языка гуся. Осевой цилиндръ образуетъ у слѣпого конца внутр. колбы утолщеніе, затѣмъ проникаетъ въ наружную колбу, гдѣ вскорѣ оканчивается вздутіемъ. По Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, ок. 2.

Рис. 36. Сложное видоизмѣненное тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся. Осевой цилиндръ дѣлится въ верхней части внутр. колбы на 2 вѣточки; одна вѣточка вскорѣ выходитъ изъ внутр. колбы въ наружную колбу, дѣлаетъ изгибъ и оканчивается утолщеніемъ; другая вѣточка спускается до основанія внутр. колбы, дугообразно изгибается и проникаетъ въ наружную колбу, гдѣ и оканчивается утолщеніемъ. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 4.

Рис. 37, 38 и 39. Сложныя видоизмѣненныя тѣльца Гербста изъ кожицы клюва гуся. Осевой цилиндръ во внутр. колбѣ каждаго тѣльца дѣлится на нѣсколько вѣточекъ, оканчивающихся различной величины и формы утолщеніями; большинство послѣднихъ помѣщается въ наружной колбѣ. По способу Гольджи. Рис. 37 и 38 срисованы при апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок, 4, а рис. 39 при апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

Рис. 40. Сложное видоизмѣненное тѣльце Гербста изъ кожицы клюва гуся съ двумя внутр. колбами. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 4.

Таблица XIII.

Рис. 41, 42, 43, 44 и 45. Тѣльца Гербста-Грандри изъ кожицы клюва гуся. На рис. 45 въ тѣльце вступаютъ два нервныхъ волокна. По способу Гольджи. Рис. 41, 42 и 45 срисованы при объективѣ апохр. 2 mm., ап. 1.4, ок. 4, а рис. 43 и 44 при апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

РУССКІЙ АРХИВЪ

Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи,

ИЗДАВАЕМЫЙ ПОДЪ РЕДАКЦІЕЙ

А. С. ДОГЕЛЯ,

Профессора Императорскаго Петроградскаго Университета.

ТОМЪ ПЕРВЫЙ.

Выпускъ 2.

ARCHIVES RUSSES

d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie.

RÉDACTEUR EN CHEF

A. S. DOGIEL,

Professeur à l'Université Impériale de Pétrograde.

TOME I.

Fascicule 2.

Вышелъ 1 декабря. Paru le 1 décembre.

ПЕТРОГРАДЪ.
Типографія „ЯКОРЬ", Б. Болотная, 10.

PÉTROGRADE.
Imprimerie „YAKOR", Gr. Bolotnaïa, 10.

1916.

О строеніи и значеніи выводныхъ протоковъ крупныхъ слюнныхъ железъ.

С. Г. Часовникова,

Профессора Императорскаго Томскаго Университета.

Табл. XIV.

Въ прежнее время считалось общимъ правиломъ, что выдѣлительные органы состоятъ изъ наружныхъ отдѣловъ—выводныхъ протоковъ и глубже лежащихъ частей—железистыхъ трубочекъ или пузырьковъ, въ которыхъ собственно и происходитъ выработка секрета.

При ближайшемъ изслѣдованіи, однако, оказалось, что это правило непримѣнимо къ крупнымъ слюннымъ железамъ, такъ какъ въ нихъ секреторной функціей обладаютъ и нѣкоторые изъ отдѣловъ, которые по своему виду и положенію соотвѣтствуютъ выводнымъ протокамъ.

Въ этихъ железахъ, какъ извѣстно, отношенія между протоками и концевыми сецернирующими отдѣлами складываются такимъ образомъ, что главный выводной протокъ, прободая капсулу органа, дѣлится на вѣтви, которыя, подъ именемъ крупныхъ выводныхъ протоковъ, идутъ въ междудольчатой соединительной ткани и здѣсь, въ свою очередь, вѣтвятся и истончаются. Приближаясь къ мельчайшимъ долькамъ, они переходятъ въ выводные протоки средняго калибра, или слюнныя трубки, которые проникаютъ внутрь долекъ и здѣсь также дѣлятся. Продолженіемъ слюнныхъ трубокъ являются тончайшіе изъ выводныхъ протоковъ—вставочныя части, къ которымъ непосредственно прилегаютъ железистыя трубки въ однихъ случаяхъ и железистые пузырьки въ другихъ.

Строеніе главныхъ выводныхъ протоковъ и ихъ крупныхъ вѣтвей представляется очень простымъ и въ существенныхъ чертахъ было изучено еще въ половинѣ прошлаго вѣка. Такъ, Kölliker въ своей извѣстной „Микроскопической Анатоміи“ (1850—52 г.) писалъ, что выводные протоки слизистыхъ и слюнныхъ железъ выстланы совнутри цилиндрическимъ эпителіемъ, а снаружи покрыты оболочкой, состоящей изъ соединительной ткани и упругихъ волоконъ; кромѣ того, въ главномъ выводномъ протокѣ подчелюстной железы человѣка имъ были найдены среди соединительной ткани тонкіе продольно идущіе пучки гладкихъ мышечныхъ клѣтокъ. Вскорѣ эти данныя были подтверждены W. Krause (1864), Henle (1873) и Frey (1876). Klein (1882) подраздѣлилъ протоки слюнныхъ железъ на междудольчатые и внутридольчатые и показалъ, что въ первыхъ эпителіальный покровъ образованъ поверхностными цилиндрическими и лежащими въ глубинѣ болѣе мелкими элементами неправильной многоугольной формы. Съ тѣхъ поръ въ учебникахъ по гистологіи стѣнка главныхъ и крупныхъ выводныхъ протоковъ описывается всѣми авторами одинаково, и въ составѣ ея различаются простой двурядный (или, по другой терминологіи, двуслойный) эпителій, сидящій на безструктурной собственной оболочкѣ, и наружный соединительнотканный слой, заключающій упругія волокна, а въ ductus Whartonianus человѣка еще продольные пучки гладкихъ мышечныхъ клѣтокъ. Болѣе новое обстоятельное изслѣдованіе Steiner (1892) не добавило къ приведенному описанію ничего существеннаго и не обнаружило въ элементахъ эпителія какихъ либо особыхъ дифференцировокъ.

Составляющія продолженіе крупныхъ выводныхъ протоковъ слюнныя трубки поверхъ собственной оболочки несутъ однорядный цилиндрическій эпителій. Pflüger (1866—69 и — 71) первый обратилъ вниманіе на своеобразную структуру этихъ эпителіальныхъ клѣтокъ и нашелъ въ ихъ нижней половинѣ многочисленныя волоконца, расположенныя соотвѣтственно продольной оси клѣтокъ и въ то же время параллельно другъ другу. Такую картину онъ объяснялъ тѣмъ, что къ слюннымъ трубкамъ подходятъ

мякотныя нервныя волокна, которыя, пронизывая собственную оболочку, утрачиваютъ міэлинъ и проникаютъ въ эпителіальныя клѣтки въ формѣ фибриллярнаго осевого цилиндра. Но калибръ этихъ волоконецъ, по наблюденіямъ Pflüger, подверженъ значительнымъ колебаніямъ и они, являясь въ однихъ случаяхъ неизмѣримо тонкими, въ другихъ — представляются болѣе толстыми и могутъ достигать въ поперечникѣ до 1 μ. На свободныхъ концахъ такихъ толстыхъ волоконъ появляются сначала мелкія, а потомъ становящіяся болѣе крупными ядра, при чемъ ихъ образованіе, совершающееся независимо отъ ядра самой эпителіальной клѣтки, распространяется къ центральной части послѣдней, такъ что въ волокнѣ получается большое количество ядеръ, лежащихъ одно позади другого. Затѣмъ эти ядра окружаются протоплазмой и превращаются въ слюнныя клѣтки. Въ заключеніе, въ эти сплошныя клѣточныя массы вростаетъ соединительная ткань, которая разлагаетъ ихъ на отдѣльныя альвеолы. Такимъ образомъ, съ точки зрѣнія Pflüger, клѣтки слюнныхъ трубокъ представляютъ собой утолщенія осевыхъ цилиндровъ, выростаютъ изъ нервовъ путемъ почкованія. Наконецъ, онъ приписывалъ разсматриваемымъ клѣткамъ секреторную функцію, такъ какъ при изслѣдованіи срѣзовъ слюнной железы въ свѣжемъ состояніи наблюдалъ на внутренней поверхности слюнныхъ трубокъ свѣтлыя капли, которыя, выдѣляясь въ просвѣтъ протока, являются тамъ въ видѣ крупныхъ, рѣзко ограниченныхъ шаровъ.

Характерная исчерченность этого, такъ наз. палочковаго, эпителія вскорѣ была подтверждена цѣлымъ рядомъ изслѣдователей, но ея нервная природа отрицалась съ самаго начала S. Mayer (1870), Henle (1873) и R. Heidenhain (1886); при чемъ послѣдній указывалъ, между прочимъ, на большую устойчивость палочекъ по отношенію къ реагентамъ сравнительно съ фибриллями осевого цилиндра. Однако, въ объясненіи этой дифференцировки мнѣнія авторовъ значительно расходятся: такъ Лавдовскій (1877—88) готовъ былъ видѣть въ палочкахъ трубки, наполненныя секретомъ; Klein (1882) разсматривалъ ихъ, какъ болѣе толстыя продольныя перекладины той сѣти прото-

плазматическихъ волоконецъ, которая пронизываетъ все клѣточное тѣло; по мнѣнію же Altmann (1894), Мисловскаго и Смирнова (1895), R. Krause (1895—97), Regaud и Mawas (1909), палочки представляютъ собою ряды зеренъ. При этомъ Мисловскій и Смирновъ помѣщали эти зерна въ петляхъ спонгіоплазмы; по R. Krause, въ описываемыхъ клѣткахъ (у ежа) находится тонкая протоплазматическая сѣточка съ петлями, вытянутыми въ продольномъ направленіи, и въ узловыхъ ея точкахъ помѣщаются зерна, которыя, такимъ образомъ, располагаются рядами; Regaud и Mawas и Schultze (1911) отожествляютъ цѣпочки зеренъ въ палочковомъ эпителіи съ митохондріями. Наконецъ, въ недавнее время M. Heidenhain (1911), исходя изъ того, что при изслѣдованіи железъ въ свѣжемъ состояніи, а также послѣ обработки осміевой кислотой въ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ наблюдается лишь мелкая зернистость, проходящая по всѣму клѣточному тѣлу и неимѣющая ничего общаго съ палочками, склоненъ считать послѣднія искусственнымъ продуктомъ.

Не имѣло успѣха и ученіе Pflüger относительно регенеративныхъ процессовъ въ области слюнныхъ трубокъ: оно всѣми отвергалось, какъ противорѣчащее основному принципу гистологіи, что клѣтки размножаются лишь путемъ дѣленія ядра и протоплазмы. Напротивъ, мысль о секреторной функціи палочковаго эпителія была воспринята Boll (1869), S. Mayer (1870) и Ranvier (1870), и только за послѣднее время подъ вліяніемъ работъ Sauer и R. Krause стали утверждать, что капли, описанныя Pflüger на внутренней поверхности слюнныхъ трубокъ, зависятъ не отъ выдѣлительной дѣятельности клѣтокъ, а отъ употребленія непригодныхъ реагентовъ.

Эта сторона ученія Pflüger получила дальнѣйшее развитіе въ наблюденіяхъ Merkel (1883). Подмѣтивъ, что протоплазма въ элементахъ палочковаго эпителія бурѣетъ отъ пирогалловой кислоты въ присутствіи кислорода, подобно извести, и что изъ всѣхъ составныхъ частей слюны такая реакція свойственна однимъ известковымъ соединеніямъ, онъ заключилъ, что палочковый эпителій является эпителіемъ железистымъ и имѣетъ своимъ назна-

ченіемъ выдѣлять въ просвѣтъ известковыя соли, которыя находятся внутри клѣтокъ, вѣроятно, въ тѣснѣйшей связи съ ихъ чисто протоплазматическими образованіями. Въ подтвержденіе своего взгляда Merkel указывалъ, во 1-хъ, на то, что въ палочковомъ эпителіи наблюдаются извѣстныя морфологическія измѣненія, а именно границы клѣтокъ, плохо замѣтныя во время покоя, при дѣятельности выступаютъ отчетливо, а палочки утрачиваютъ свое правильное радіальное расположеніе и становятся бугристыми, и во 2-хъ, на то, что при работѣ железъ побурѣніе отъ пирогалловой кислоты замѣтно усиливается. Здѣсь же упомянемъ о томъ, что, по Merkel, секреторная функція присуща не только слюннымъ трубкамъ, но и вставочнымъ частямъ, клѣтки которыхъ, по всей вѣроятности, выдѣляютъ воду или близкій къ ней по составу жидкій транссудатъ, такъ какъ секретъ околоушной железы, у которой вставочныя части развиты особенно сильно, является болѣе водянистымъ по сравненію съ отдѣляемымъ другихъ железъ.

Воззрѣнія Merkel, къ которымъ примкнули Schiefferdecker (1884), Н. Ковалевскій (1885) и Лавдовскій (1888), при ближайшемъ изслѣдованіи оказались несостоятельными. Именно Werther (1886) путемъ химическихъ анализовъ слюны различныхъ животныхъ доказалъ, что секретъ подъязычной железы, который, по теоріи Merkel, долженъ быть бѣденъ водой и солями, вслѣдствіе слабаго развитія вставочныхъ частей и слюнныхъ трубокъ, и богатъ органическими веществами, происходящими изъ альвеолярнаго эпителія, въ дѣйствительности послѣднихъ содержитъ у собаки меньше, нежели секретъ подчелюстной железы, солями же онъ много богаче. Что касается содержанія воды, то въ слюнѣ подъязычной железы ея бываетъ то нѣсколько больше, то нѣсколько меньше, чѣмъ въ подчелюстной железѣ. Равнымъ образомъ, секретъ околоушной железы у кролика, согласно ученію Merkel, долженъ быть особенно богатъ водою и бѣденъ известью или даже свободенъ отъ этой послѣдней; между тѣмъ среднее содержаніе воды въ слюнѣ parotis кролика, submaxillaris собаки и sublingualis почти одинаково, не-

смотря на то, что въ sublingualis выдѣляющія воду вставочныя части отсутствуютъ, а въ parotis кролика сильно развиты. Наконецъ, и саму реакцію, которую обнаруживаетъ пирогаллова кислота съ известью и съ палочковымъ эпителіемъ, Werther считаетъ не доказательной въ виду того, что подъязычная железа, вообще не содержащая элементовъ, бурѣющихъ отъ названнаго реагента, все же выдѣляетъ порядочное количество известковыхъ соединеній.

Въ свою очередь Lazarus (1888), работавшій, подобно Werther, подъ руководствомъ знаменитаго R. Heidenhain, нашелъ, что морфологическія измѣненія палочковаго эпителія, которыя Merkel ставились въ связь съ секреціей, возникаютъ вслѣдствіе механическихъ причинъ, именно—застоя секрета, и что усиленіе реакціи съ пирогалловой кислотой, какое наблюдается при повышенной секреціи, характерно не для раздраженной, а для отечной железы.

Изъ позднѣйшихъ изслѣдователей Solger (1896) подтверждаетъ наблюденіе Pflüger, что элементами палочковаго эпителія выдѣляются капли въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ, такъ какъ онъ могъ констатировать этотъ процессъ на своихъ препаратахъ, фиксированныхъ въ Мюллеровской жидкости. Вторымъ указаніемъ на секреторную функцію слюнныхъ трубокъ этотъ авторъ считаетъ постоянное нахожденіе въ ихъ клѣткахъ у человѣка пигмента, которое свидѣтельствуетъ объ оживленномъ обмѣнѣ веществъ; эти пигментныя глыбки помѣщаются всегда въ центральныхъ отдѣлахъ клѣточныхъ элементовъ, большей частью надъ ядромъ и располагаются внутри вакуолъ.

Послѣднія наблюдались также R. Krause (1895) и Колосовымъ (1902), которымъ, однако, не удавалось констатировать пигментныхъ зеренъ. Зато Колосовъ постоянно находилъ въ клѣткахъ палочковаго эпителія жировыя капли и объясняетъ это явленіе тѣмъ, что не весь принятый клѣтками питательный матеріалъ превращается въ секретъ, но отчасти переходитъ въ жиръ, который впрочемъ скоро исчезаетъ, потребляясь, вѣроятно, на возстановленіе разрушающихся частицъ протоплазмы.

Процессъ секреціи, по его мнѣнію, сводится къ тому, что зерна въ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ и крупныхъ выводныхъ протоковъ, начиная съ базальнаго конца клѣточнаго тѣла, пассивно перемѣщаются подъ вліяніемъ токовъ протоплазмы къ свободному концу и здѣсь, прежде чѣмъ выдѣлиться въ просвѣтъ, сильно набухаютъ, получая на фиксированныхъ препаратахъ форму пузырьковъ.

Сюда же слѣдуетъ отнести и наблюденіе Illing (1904), по словамъ котораго выступающій изъ клѣтокъ палочковаго эпителія секретъ болѣе или менѣе далеко проникаетъ въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ (въ submaxillaris лошади) въ формѣ свѣтлыхъ пузырей, рѣзко отграниченныхъ отъ клѣточнаго тѣла.

Далѣе, въ пользу того, что слюнныя трубки выстланы железистыми клѣтками, говорятъ также опыты Мисловскаго и Смирнова (1895—96). Изслѣдуя околоушную железу собакъ (послѣ обработки по способу Altmann) отчасти въ состояніи покоя, отчасти же при повышенной секреціи, вызванной раздраженіемъ различныхъ нервныхъ стволовъ, въ особенности n. auriculo-temporalis, они нашли, что зерна, расположенныя рядами въ нижнемъ отдѣлѣ клѣтокъ слюнныхъ трубокъ и симулирующія собою палочки, перемѣщаются ковнутри и при этомъ нѣкоторыя изъ нихъ расплываются и уступаютъ свое мѣсто спонгіоплазменной сѣти, другія скопляются у свободнаго верхняго конца, превращаясь здѣсь въ аморфную, слабо окрашивающуюся массу. Отмѣчая, что ядра клѣтокъ при секреціи становятся крупнѣе и отодвигаются нѣсколько ковнутри, эти авторы утверждаютъ, что имъ удавалось видѣть выхожденіе въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ мелкихъ зеренъ, но, во всякомъ случаѣ, послѣднія никогда не исчезаютъ изъ клѣтокъ совершенно, хотя испытываютъ значительныя колебанія въ своихъ размѣрахъ при различныхъ условіяхъ дѣятельности. По мнѣнію Мисловскаго и Смирнова, слюнныя трубки участвуютъ въ образованіи слюны и не только въ смыслѣ доставки матеріала для изготовленія секрета, но и въ роли передатчиковъ воды, которая просачивается черезъ нихъ и разжижаетъ слюну.

Къ подобнымъ же результатамъ пришелъ и R. Krause (1897), который полагаетъ, что теперь едва ли можетъ быть какое нибудь сомнѣніе въ секреторной функціи слюнныхъ трубокъ. Изучая подчелюстную железу кошки послѣ $1^1/_2$-часового раздраженія chordae tympani, онъ нашелъ, что при этомъ въ палочковомъ эпителіи яснѣе, нежели при состояніи покоя, видны границы клѣтокъ, что заложенныя въ ихъ базальныхъ отдѣлахъ зерна нѣсколько увеличиваются въ объемѣ и распредѣляются болѣе правильно, вслѣдствіи чего палочковидная структура выступаетъ съ особенной отчетливостью. Если же раздраженіе того же нерва производить 5 часовъ, то зерна въ клѣткахъ сохраняются лишь на самой периферіи, а въ средней части и у верхняго конца исчезаютъ почти совершенно, выдѣляясь въ просвѣтъ и замѣняясь явственной протоплазматической сѣткой.

Наконецъ, Максимовъ (1901), примыкая къ установившемуся взгляду на значеніе палочковаго эпителія, добавляетъ къ строенію и функціональнымъ измѣненіямъ его клѣтокъ нѣсколько новыхъ подробностей. По его наблюденіямъ, послѣ впрыскиванія пилокарпина клѣтки слюнныхъ трубокъ замѣтно уменьшаются въ объемѣ, ихъ ядра начинаютъ темнѣе закрашиваться желѣзнымъ гематоксилиномъ и получаютъ неправильные контуры, а иногда становятся серповидными, такъ какъ по сосѣдству съ ними появляются вакуолы. Кромѣ того, при секреціи зерна базальной части клѣтокъ утрачиваютъ правильное расположеніе, становятся болѣе крупными, слабѣе окрашиваются и появляются во внутренней, обычно незернистой части клѣточнаго тѣла. Далѣе, какъ при обыкновенныхъ условіяхъ, такъ и въ особенности послѣ перерѣзки chordae tympani, въ клѣткахъ около ядеръ наблюдаются особыя зерна, которыя авторъ считаетъ за вышедшія наружу составныя части ядеръ, но относительно ихъ оставляетъ нерѣшеннымъ, выдѣляются ли эти зерна въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ, или же они предварительно растворяются въ клѣточномъ тѣлѣ. Наконецъ, при извѣстныхъ обработкахъ, Максимовъ видѣлъ въ тѣхъ же клѣточныхъ элементахъ своеобразную мелкую зернистость, имѣющую отношеніе къ секреціи и распола-

гающуюся во внутренней части клѣтокъ между ядромъ и свободной поверхностью.

Одновременно съ приведенными изслѣдованіями, касающимися морфологическихъ измѣненій клѣтокъ слюнныхъ трубокъ, къ выясненію значенія послѣднихъ пытались подойти и съ другой стороны. Zerner (1886), а за нимъ Eckhard (1887), впрыскивая въ кровь животнымъ индиговосѣрнокислый натръ, замѣтили, что онъ воспринимается элементами палочковаго эпителія и выдѣляется ими въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ и что, такимъ образомъ, эти элементы могутъ быть поставлены въ параллель съ железистымъ эпителіемъ печени и почекъ. Напротивъ, Мислављскій и Смирновъ при такихъ же опытахъ пришли къ отрицательнымъ результатамъ. Въ недавнее время R. Krause (1902) показалъ, что если названную краску вводить въ кровь въ сравнительно большихъ количествахъ, то она проходитъ (хотя и позже, чѣмъ въ печени и почкахъ) черезъ клѣтки слюнныхъ трубокъ и полумѣсяцы Джіануцци и послѣ этого попадаетъ въ просвѣтъ. При этомъ индиговосѣрнокислый натръ не располагается въ клѣточныхъ элементахъ сплошной массой, что могло бы зависѣть отъ простой имбибиціи, но проходитъ, въ соотвѣтствіи съ ихъ структурой, по опредѣленнымъ путямъ: именно, краска на препаратахъ представляется въ палочковомъ эпителіи въ формѣ тяжей, вытянутыхъ сообразно длинной оси клѣтокъ и анастомозирующихъ между собою. Направляясь ковнутри, тяжи становятся болѣе толстыми, сближаются между собою и у внутренняго конца клѣтокъ, изъ котораго краска выдѣляется въ просвѣтъ, соединяются въ широкія и плотно прилежащія другъ къ другу массы.

Гораздо меньшее вниманіе было удѣлено мелкимъ выводнымъ протокамъ. Съ тѣхъ поръ, какъ Boll (1869), Asp (1871) и въ особенности Ebner (1872) подробно изучили распредѣленіе вставочныхъ частей въ различныхъ слюнныхъ железахъ и показали, что въ подчелюстной железѣ собаки и кролика онѣ покрыты однослойнымъ кубическимъ эпителіемъ, а въ parotis, гдѣ мелкіе протоки являются болѣе длинными, ихъ выстилаютъ вертенообразные,

плоскіе эпителіальные элементы, нерѣдко проникающіе въ просвѣтъ альвеолъ,—послѣдующіе изслѣдователи добавили къ ихъ описанію очень немногое. Такъ, по наблюденіямъ Klein (1882), въ parotis собакъ и свиней, а также въ серозныхъ участкахъ submaxillaris человѣка и въ подчелюстной железѣ свиньи между слюнной трубкой и вставочной частью имѣется короткій отдѣлъ—такъ наз. шейка, составленная изъ кубическихъ клѣтокъ. Лавдовскій (1888) считаетъ вставочныя части за трубки, стѣнка которыхъ построена по типу кровеносныхъ и лимфатическихъ капилляровъ и выстлана внутри эндотеліальными клѣтками. Отмѣчая во вставочныхъ частяхъ работающихъ железъ ненормальное обиліе ядеръ, онъ (1877) заключилъ, что въ протокахъ при секреціи совершается разрастаніе клѣточныхъ элементовъ. Какъ уже было упомянуто, Merkel (1883) думалъ, что клѣтки мельчайшихъ выводныхъ протоковъ слюнныхъ железъ выдѣляютъ воду, но по поводу этой гипотезы R. Krause (1895) справедливо говоритъ, что въ пользу ея не представлено и тѣни доказательства и что ему самому никогда не удавалось отыскать даже слѣдовъ какихъ либо секреторныхъ измѣненій въ клѣткахъ вставочныхъ частей, которыя вполнѣ воспроизводятъ типъ покровнаго переходнаго (?) эпителія. По наблюденіямъ Колосова (1898), эпителій вставочныхъ частей (у кошки) является не однослойнымъ, а двуслойнымъ. Изъ другихъ авторовъ Ebner (1899) въ послѣднемъ изданіи руководства по гистологіи Kölliker пишетъ, что клѣтки вставочныхъ частей совершенно также, какъ и слюнныхъ трубокъ, представляютъ сецернирующіе элементы, въ то время какъ клѣтки междудольчатыхъ выводныхъ протоковъ имѣютъ значеніе простого покровнаго эпителія. Считаетъ вѣроятной секреторную функцію эпителія вставочныхъ частей и Колосовъ (1902), который, впрочемъ, прибавляетъ, что этого онъ не можетъ утверждать опредѣленно. Вообще, можно признать, что взгляды авторовъ, приписывавшихъ вставочнымъ частямъ участіе въ изготовленіи слюны, не опираются на прямыя фактическія данныя.

Какъ видно изъ представленнаго очерка литературныхъ данныхъ, крупные и мелкіе выводные протоки слюнныхъ

железъ почти не служили предметомъ спеціальнаго изученія. Вниманіе изслѣдователей было направлено главнымъ образомъ на слюнныя трубки, относительно которыхъ удалось установить, что онѣ покрыты железистымъ эпителіемъ. Однако, несмотря на большое количество работъ, посвященныхъ этимъ образованіямъ, структура и функціональныя измѣненія ихъ клѣтокъ остаются далеко не выясненными. Описанія авторовъ крайне противорѣчивы: принято думать, что зерна, расположенныя рядами у основанія клѣтокъ, перемѣщаются ковнутри и преобразуются въ секретъ, но какъ происходитъ это превращеніе, въ какомъ видѣ закладывается въ клѣткахъ секретъ и какимъ измѣненіямъ въ нихъ онъ подвергается,—все это вопросы, на которые наука не дала отвѣта, потому что употреблявшіеся до сихъ поръ способы изслѣдованія не позволяли обнаруживать секрета внутри клѣточныхъ элементовъ. Наконецъ, если слюнныя трубки носятъ характеръ железистыхъ образованій, то невольно возникаетъ предположеніе, не свойственна ли такая же секреторная функція и болѣе крупнымъ и болѣе мелкимъ протокамъ, которые непосредственно переходятъ въ слюнныя трубки.

Къ изученію протоковъ слюнныхъ железъ мы обратились послѣ того, какъ обнаружилось, что обработка этихъ органовъ нашей фиксирующей смѣсью (изъ сулемы, осмія и уксусной кислоты), съ послѣдующей окраской тонкихъ парафиновыхъ срѣзовъ желѣзнымъ гематоксилиномъ по M. Heidenhain и спиртовымъ растворомъ кислаго фуксина (30 капель насыщеннаго воднаго раствора краски на 50 куб. сантиметр. 95° спирта), даетъ крайне отчетливыя картины какъ строенія клѣтокъ слюнныхъ трубокъ, такъ и заложеннаго въ нихъ секреторнаго матеріала. Но для полученія такихъ результатовъ необходимымъ условіемъ является инъекція фиксатора въ кровеносные сосуды органа, предварительно промытые физіологическимъ растворомъ поваренной соли. Въ цѣляхъ сравненія нами примѣнялись также другія консервирующія средства, какъ-то: формалинъ, формалинъ съ двухромовокислымъ каліемъ или Мюллеровской жидкостью, сулема, жидкости Альтмановская, Флеммингова и Ценкеровская.

Кромѣ того, для обнаруженія „внутриклѣточныхъ сѣтей“ служилъ способъ Golgi, а митохондріи изслѣдовались на препаратахъ, обработанныхъ по Benda и по методу Regaud, модифицированному Мисловскимъ[1]).

Слюнныя железы кроликовъ, собакъ и, въ особенности, кошекъ изучались какъ въ состояніи покоя (послѣ голоданія въ теченіе 12 часовъ, 1—2 сутокъ), такъ и послѣ кормленія животныхъ плотнымъ, жилистымъ мясомъ, мяснымъ порошкомъ или размельченными сухарями, при чемъ кормленіе продолжалось отъ 10 минутъ до 1 часа. На ряду съ этимъ, для того чтобы вызвать особенно энергичную секрецію, мы впрыскивали животнымъ подъ кожу водный растворъ пилокарпина (въ количествѣ 1 mlgrm.) и фиксировали железы черезъ разные промежутки времени, начиная съ 10 минутъ и кончая 9 часами. Отъ раздраженія chordae tympani въ теченіе нѣсколькихъ часовъ, какъ это дѣлалъ R. Krause, намъ пришлось отказаться, такъ какъ эта кропотливая (у кошекъ) операція связана съ неизбѣжнымъ поврежденіемъ мелкихъ кровеносныхъ сосудовъ, вслѣдствіе чего инъекція фиксатора не могла быть совершенно полной. На нашихъ препаратахъ слюнныя трубки со всѣми деталями структуры ихъ клѣтокъ особенно хорошо выступали въ подчелюстной железѣ кошекъ, которой поэтому мы преимущественно и пользовались при своихъ изслѣдованіяхъ.

Переходя къ изложенію собственныхъ наблюденій, начнемъ съ главныхъ и крупныхъ выводныхъ протоковъ, выстланныхъ совнутри двурядным цилиндрическимъ эпителіемъ. Изучая слюнныя железы накормленныхъ или пилокарпинизированныхъ животныхъ, можно видѣть, что высокія цилиндрическія клѣтки, непосредственно примыкающія къ просвѣту этихъ протоковъ, на своихъ верхнихъ концахъ несутъ свѣтлые пузырьки, величина которыхъ по-

[1]) Мисловскій, H. Ueber das Chondriom der Pankreaszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81. 1913.

дважена большимъ колебаніямъ: то они покрываютъ клѣтки въ формѣ небольшихъ колпачковъ, то являются болѣе крупными и далеко вдаются въ просвѣтъ протоковъ. Такого рода картины неоднократно наблюдались на другихъ железистыхъ клѣткахъ и толковались, какъ капли выдѣляющагося секрета, Henschen[1]) и Todaro[2]) у низшихъ животныхъ, а у млекопитающихъ Zimmermann, Михаловскимъ[3]), Brinkmann[4]), мною[5]) и другими. Но столь же часто эти пузырьки объявлялись просто искусственными продуктами, зависящими отъ неудовлетворительной фиксаціи объектовъ (Sauer[6]), R. Krause) или отъ предварительной обработки ихъ физіологическимъ растворомъ поваренной соли (Колосовъ). Однако, съ такимъ объясненіемъ невозможно согласиться, во 1-хъ, потому, что появленіе на клѣткахъ пузырей приходится наблюдать при самой безукоризненной фиксаціи, а также на объектахъ, которые вовсе не обмывались растворомъ соли, а во 2-хъ—и потому, что они встрѣчаются далеко не во всѣхъ крупныхъ протокахъ данной железы и даже не во всѣхъ клѣткахъ одного и того же протока.

Разсматривая описываемые пузыри, какъ образованія преформированныя и притомъ стоящія въ связи съ секреціей, мы можемъ въ пользу этого указать на то, что на препаратахъ удается прослѣдить весь ходъ такого выдѣлительнаго процесса. Дѣйствительно, въ нѣкоторыхъ клѣткахъ у ихъ свободныхъ верхнихъ концовъ, слѣдовательно въ окружности центральныхъ тѣлецъ, замѣчается скопленіе

---

[1]) Henschen Folke. Zur Kenntnis der blasenförmiger Sekretion. Anat. Heft., Bd. 26. 1904.

[2]) Todaro, F. Sur les organes excréteurs des Salpides. Arch. Jtal. d. Biolog., T. 38. 1902.

[3]) Михаловскій, I. Zur Frage von Entwickelung der sekretorischen Zellen des Drüsenmagens bei Vögel. Anat. Anz., Bd. 39. 1911.

[4]) Brinkmann, A. Die Rückendrüse von Dicotyles. Anat. Heft. 109. 1908.—Die Hautdrüsen der Säugetiere. Ergeb. f. Anat. u. Entw., Bd. 20. 1912.

[5]) Часовниковъ, С. Къ вопросу о микрофизіологіи щитовидной железы и объ отношеніи этого органа къ эпителіальнымъ тѣльцамъ. Извѣстія Томск. Универ., т. 61, 1915 г.

[6]) Sauer, H. Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46. 1895.

мелкихъ и тѣсно расположенныхъ другъ подлѣ друга зернышекъ, которыя желѣзнымъ гематоксилиномъ окрашиваются нѣсколько темнѣе, чѣмъ клѣточное тѣло (рис. 1). Затѣмъ эти зернышки видимо набухаютъ и превращаются въ капли, вслѣдствіе чего на сторонѣ клѣтокъ, обращенной къ просвѣту, появляется свѣтлая зона, составленная изъ мелкихъ тонкостѣнныхъ ячеекъ (рис. 2). При энергичной секреціи такія же капли бываютъ видны и глубже, разсѣянныя по всей верхней половинѣ клѣточнаго тѣла. Когда эти капли еще болѣе увеличатся въ объемѣ и сольются между собою, то возникаетъ пузырь, выдѣляющійся изъ клѣтки въ просвѣтъ, при чемъ у основанія этого пузырка въ клѣточномъ тѣлѣ нерѣдко все еще замѣчаются отдѣльныя ячейки (рис. 3). Въ соотвѣтствіи съ этимъ препараты, изготовленные по способу Benda или Regaud, показываютъ, что митохондріи, имѣющія въ элементахъ крупныхъ протоковъ видъ зеренъ или короткихъ палочекъ, при работѣ железъ встрѣчаются въ большемъ количествѣ, нежели въ состояніи покоя, оказываются разбросанными по всему тѣлу клѣтокъ за исключеніемъ ихъ верхнихъ, свободныхъ концовъ, занятыхъ свѣтлыми каплями. Всѣ эти факты, конечно, заставляютъ признать, что главные и крупные выводные протоки слюнныхъ железъ обладаютъ секреторной функціей [1]).

На дальнѣйшемъ пути по междудольчатой соединительной ткани крупные протоки переходятъ въ слюнныя трубки. Этотъ переходъ совершается постепенно и характеризуется тѣмъ, что въ начальной части слюнныхъ трубокъ эпителій остается двурядным, а входящія въ составъ его клѣтки, хотя и получаютъ спеціальныя черты въ видѣ палочекъ у основанія и скопленія особаго секрета у свободнаго конца, но все еще являются узкими, тонкими элементами (рис. 4). Вскорѣ, однако, мелкихъ, неправильно многогранныхъ базальныхъ клѣтокъ становится все

[1]) Совершенно такія же секреторныя измѣненія нами были констатированы также въ крупныхъ выводныхъ протокахъ другихъ железъ, напр., слезныхъ и поджелудочной, при чемъ съ особой отчетливостью они выступаютъ въ соотвѣтствующихъ клѣткахъ изъ pancreas амфибій (аксолотлей, тритоновъ).

меньше и меньше и, наконецъ, онѣ совершенно исчезаютъ; высокія же цилиндрическія клѣтки, дѣлаясь болѣе объемистыми, располагаются въ одинъ рядъ.

Присматриваясь къ этимъ клѣткамъ въ подчелюстной железѣ голодавшихъ животныхъ (собакъ и кошекъ), въ которой онѣ развиты сильнѣе (рис. 5), можно замѣтить, что послѣ самыхъ разнообразныхъ обработокъ онѣ не вездѣ отдѣляются другъ отъ друга рѣзкими границами. Далѣе, въ каждой клѣткѣ въ нижней ея трети залегаютъ довольно крупныя зерна, которыя мѣстами располагаются болѣе или менѣе правильными рядами, идущими радіально отъ собственной оболочки до сферическаго или овальнаго, богатаго хроматиномъ ядра. Эти-то цѣпочки зеренъ въ большинствѣ случаевъ прежде и принимались за палочки. Не подлежитъ сомнѣнію, что крупныя зерна въ элементахъ палочковаго эпителія имѣютъ значеніе митохондрій; но, подтверждая въ этомъ отношеніи наблюденія Regaud, Mawas и O. Schultze, мы не можемъ не отмѣтить, что митохондріи эти отличаются отъ такихъ образованій въ другихъ клѣткахъ тѣмъ, что онѣ сохраняются при такихъ обработкахъ (фиксаторами, содержащими достаточное количество уксусной кислоты), при которыхъ митохондріи вообще не различаются. Изъ нижняго отдѣла описываемыя зерна переходятъ и въ среднюю часть клѣточнаго тѣла, но въ покоящихся элементахъ ихъ встрѣчается очень немного; въ количественномъ отношеніи здѣсь первое мѣсто занимаютъ глыбки, болѣе мелкія и слабѣе окрашенныя, а также зерна почти безцвѣтныя, напоминающія собой вакуолы. Это послѣднее обстоятельство заставило многихъ изслѣдователей говорить о существованіи въ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ протоплазматической сѣти, но такое представленіе едва ли справедливо и не оправдывается микроскопическими картинами. Скорѣе можно принять, что протоплазма въ этихъ клѣткахъ представляетъ сплошную, какъ бы однородную массу, которая вслѣдствіе залеганія въ ней многочисленныхъ зеренъ располагается на подобіе микроскопической пѣны. Кромѣ того, въ нижней трети клѣтокъ имѣются и настоящія волоконца, но въ элементахъ, находящихся въ состояніи покоя, они почти

не различаются, такъ какъ маскируются рядами зеренъ, которыя очень тѣсно прилегаютъ другъ къ другу. На препаратахъ, полученныхъ послѣ фиксаціи нашей смѣсью и окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ и кислымъ фуксиномъ, у верхняго конца клѣтокъ ясно выступаетъ сравнительно узкій ободокъ, занятый готовымъ секретомъ. Послѣдній имѣетъ видъ мелкихъ, тѣсно сплоченныхъ зернышекъ, которыя интенсивно окрашиваются кислымъ фуксиномъ въ кирпично-красный цвѣтъ, тогда какъ всѣ остальныя включенія въ клѣточномъ тѣлѣ красятся желѣзнымъ гематоксилиномъ въ черный или сѣрый цвѣтъ, иногда съ легкимъ розоватымъ оттѣнкомъ.

При изслѣдованіи клѣтокъ мы, въ противоположность Solger, ни разу не находили пигментныхъ зеренъ и, съ другой стороны, не можемъ согласиться съ Колосовымъ, чтобы постояннымъ аттрибутомъ ихъ были жировыя капли; послѣднія попадались намъ въ видѣ исключенія, поодиночкѣ или группами въ средней части клѣточнаго тѣла, по сосѣдству съ ядромъ, и при долговременномъ храненіи препаратовъ, вслѣдствіе растворенія осмированнаго жира ксилоломъ, превращались въ круглыя вакуолы съ сильно окрашенными стѣнками.

Что касается центральныхъ тѣлецъ (центросомъ), то въ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ они отыскиваются съ трудомъ вслѣдствіе того, что помѣщаются среди массы другихъ зеренъ, также окрашивающихся желѣзнымъ гематоксилиномъ. Въ этомъ обстоятельствѣ нужно искать причину ошибки, въ которую впалъ Zimmermann, описавшій центральныя тѣльца у свободной поверхности клѣточныхъ элементовъ. Въ дѣйствительности ихъ тамъ никогда не бываетъ, и въ клѣткахъ покоящихся они въ формѣ пары зернышекъ залегаютъ въ средней части клѣточнаго тѣла на нѣкоторомъ разстояніи отъ ядра (рис. 6). Впрочемъ, внимательное изслѣдованіе препаратовъ приводитъ къ заключенію, что положеніе центральныхъ тѣлецъ, повидимому, не является постояннымъ, но измѣняется при различныхъ физіологическихъ условіяхъ, и въ частности въ клѣткахъ истощенныхъ центросомы передвигаются къ свободному концу клѣточныхъ элементовъ, отъ котораго,

однако, ихъ всегда отдѣляетъ болѣе или менѣе узкій ободокъ, занятый секретомъ. Наконецъ, если железы обработать по методу Golgi, то надъ ядромъ въ среднемъ отдѣлѣ клѣтокъ, слѣдовательно, въ той области, гдѣ залегаютъ и центральныя тѣльца, обнаруживается „apparato reticolare"—сѣть черныхъ линій, которая, впрочемъ, здѣсь развита слабѣе, чѣмъ, напр., въ нервныхъ клѣткахъ или въ элементахъ полумѣсяцевъ Джіануцци (рис. 7).

Обращаясь къ описанію функціональныхъ измѣненій, мы предварительно должны отмѣтить, что даже при голоданіи не всѣ клѣтки слюнныхъ трубокъ находятся въ состояніи покоя и что въ нѣкоторыхъ ясно замѣчается выдѣленіе секрета, а съ другой стороны, при кормленіи животнаго или при отравленіи его пилокарпиномъ измѣненія въ различныхъ элементахъ палочковаго эпителія оказываются далеко неодинаковыми, и потому приходится считать наиболѣе типическими такія картины, которыя въ данныхъ условіяхъ опыта встрѣчаются всего чаще.

Въ началѣ секреціи, напр., послѣ кормленія мясомъ, продолжавшагося 15 минутъ, границы между клѣтками слюнныхъ трубокъ обозначаются яснѣе, нежели въ состояніи покоя; въ ихъ нижней части зеренъ накопляется больше, они тѣснѣе прилежатъ другъ къ другу; въ то же время образованные ими ряды теперь идутъ особенно правильно и, при недостаточно элективной окраскѣ, дѣйствительно, производятъ впечатлѣніе палочекъ (рис. 8).

При дальнѣйшемъ ходѣ выдѣлительнаго процесса (послѣ кормленія въ теченіе 20—60 минутъ) количество зеренъ въ нижнемъ отдѣлѣ клѣтокъ замѣтно уменьшается, такъ какъ они постепенно переходятъ въ среднюю часть клѣточнаго тѣла. Но это перемѣщеніе зеренъ совершается неравномѣрно: нѣкоторые ряды зеренъ остаются и отличаются отъ прежнихъ, свойственныхъ покоящимся клѣткамъ, только тѣмъ, что зерна въ нихъ слегка раздвигаются; другіе же ряды зеренъ исчезаютъ почти безъ остатка (рис. 11). Однако, убыль зеренъ не ведетъ къ истонченію клѣтокъ, очевидно, потому, что на мѣсто ихъ въ клѣточное тѣло изъ кровеносныхъ сосудовъ просачивается питательная серозная жидкость, на счетъ которой

происходитъ образованіе новыхъ зеренъ. Въ соотвѣтствіи съ этимъ, на препаратахъ появляются въ клѣткахъ свѣтлыя продольныя прослойки, которыхъ иногда бываетъ такъ много, что ими разграничиваются отдѣльные ряды зеренъ; въ другихъ клѣткахъ скопленія свѣтлой массы замѣтно лишь мѣстами, но зато они достигаютъ здѣсь большого развитія и чередуются съ темными участками, заключающими въ себѣ значительное количество зеренъ (рис. 12).

При такихъ условіяхъ въ нижнемъ отдѣлѣ клѣточныхъ элементовъ начинаетъ вырисовываться извѣстная дифференцировка, именно—между рядами зеренъ обозначаются тонкіе протоплазматическіе тяжи, идущіе, подобно самимъ рядамъ, радіально отъ основанія клѣточнаго тѣла до ядра, гдѣ они и теряются (рис. 11). Изученіе поперечныхъ разрѣзовъ клѣтокъ показываетъ, что въ этихъ тяжахъ мы имѣемъ дѣло съ настоящими волоконцами протоплазмы, которыя своими верхними концами могутъ вступать въ соприкосновеніе между собою, но на пути, повидимому, не соединяются анастомозами.

Въ связи съ указанными особенностями строенія клѣтокъ слюнныхъ трубокъ находятся различныя картины, описанныя прежними изслѣдователями. Такъ, едва ли можно сомнѣваться въ томъ, что найденныя нами протоплазматическія волоконца соотвѣтствуютъ тончайшимъ палочкамъ Pflüger. Съ другой стороны, нерѣдко приходится видѣть отдѣльные ряды зеренъ, за которыми слѣдуютъ прослойки свѣтлой субстанціи; въ такомъ случаѣ получается впечатлѣніе, что клѣтки пронизаны трубочками, наполненными секреторнымъ матеріаломъ, о которыхъ упоминалъ Лавдовскій (рис. 9). Наконецъ, если принять, что свѣтлая субстанція способна растворяться въ мацерирующихъ жидкостяхъ, напр., въ среднемъ хромовокисломъ аммоніи, то намъ станетъ понятно, почему подъ вліяніемъ этого реагента въ различныхъ клѣткахъ ихъ нижній конецъ распадается на палочки очень неодинаковой толщины. Именно въ тѣхъ случаяхъ, когда ряды зеренъ отдѣляются другъ отъ друга узкими свѣтлыми прослойками, въ мацерированныхъ и изолированныхъ клѣткахъ

нижній конецъ ихъ расщепляется на подобіе метелки. Если же прослоекъ въ клѣткахъ немного, и онѣ разграничиваютъ цѣлыя группы зернистыхъ рядовъ, то при той же обработкѣ въ нижней части клѣточнаго тѣла могутъ выступать болѣе толстые и при основаніи своемъ болѣе широкіе отростки, изображенные Pflüger.

Изслѣдуя слюнныя трубки при самыхъ разнообразныхъ физіологическихъ условіяхъ, можно было установить, что, даже во время самой энергичной секреціи, размѣры нижняго отдѣла клѣтокъ не только въ поперечномъ, но и въ продольномъ направленіи, почти не уменьшаются. Это зависитъ отъ того, что ядро всегда стойко удерживаетъ свое положеніе въ клѣточномъ тѣлѣ и никогда не продвигается ни къ основанію клѣтки, ни къ свободной поверхности, какъ это рисовали Мисловскій и Смирновъ. Оно остается въ прежнемъ положеніи даже тогда, когда значительная часть зеренъ выходитъ изъ предѣловъ нижняго отдѣла и когда тотчасъ книзу отъ ядра располагается скопленіе свѣтлой однородной массы. Для полной характеристики нижняго отдѣла въ элементахъ палочковаго эпителія остается добавить, что, когда выдѣленіе секрета, вызванное отравленіемъ животнаго пилокарпиномъ, достигаетъ своего maximum и когда, соотвѣтственно этому, изъ нижняго отдѣла въ среднюю часть клѣтокъ перемѣстились всѣ прежде находившіяся тамъ крупныя зерна, на мѣстѣ ихъ появляются новыя зерна, но уже болѣе мелкія, нежели при покоѣ или умѣренной секреціи, при чемъ они безъ перерыва далеко проникаютъ во внутрь клѣточнаго тѣла (рис. 13). Такія отношенія, наблюдаемыя у собакъ и кошекъ при искусственныхъ условіяхъ, у кроликовъ, наоборотъ, составляютъ самое обычное явленіе.

Нижній отдѣлъ клѣтокъ безъ рѣзкой границы переходитъ въ среднюю часть, которая служитъ мѣстомъ образованія секрета. Относительно ея размѣровъ слѣдуетъ имѣть въ виду, что при секреціи клѣтки слюнныхъ трубокъ, вопреки показанію Максимова, по крайней мѣрѣ замѣтнымъ образомъ, не уменьшаются, а такъ какъ ихъ нижній отдѣлъ остается неизмѣненнымъ, то необходимо признать, что величина средней части клѣтокъ колеблется

въ зависимости отъ количества секрета, т. е. уменьшается, когда секрета въ клѣточномъ тѣлѣ накопляется много, и, наоборотъ, увеличивается при его выдѣленіи; а отсюда, въ свою очередь, слѣдуетъ тотъ выводъ, что въ элементахъ палочковаго эпителія процессы образованія и выдѣленія секрета совершаются одновременно. Какъ уже было упомянуто при описаніи покоящихся клѣтокъ, въ ихъ средней части находятся въ небольшомъ количествѣ сравнительно крупныя зерна, тожественныя съ тѣми, какія наблюдаются въ нижнемъ отдѣлѣ, далѣе болѣе мелкія и слабѣе окрашенныя зерна и, наконецъ, зерна такой же величины, какъ предыдущія, но почти вовсе не воспринимающія красокъ. Какимъ же измѣненіямъ подвергаются всѣ эти включенія при функціи?

Въ этомъ отношеніи можно съ положительностью констатировать лишь тотъ фактъ, что въ работающихъ клѣткахъ зерна изъ нижняго отдѣла передвигаются въ среднюю часть и въ этой послѣдней ихъ накопляется тѣмъ больше, чѣмъ оживленнѣе протекаетъ секреція. При этомъ они оказываются разсѣянными безъ опредѣленнаго порядка и, никогда не достигая верхняго конца клѣтокъ, распадаются на болѣе мелкія глыбки. Что касается послѣднихъ, то рѣшить вопросъ, какихъ именно зеренъ, слабо или почти совсѣмъ не окрашенныхъ, въ каждомъ данномъ случаѣ больше, весьма затруднительно, такъ какъ и тѣ и другія самымъ тѣснымъ образомъ перемѣшаны между собою и связаны разнообразными переходными формами. При оцѣнкѣ ихъ физіологическаго значенія особенно поучительными являются картины, получающіяся въ тѣхъ случаяхъ, когда выдѣлительный процессъ достигаетъ своего наивысшаго напряженія (въ нашихъ опытахъ черезъ 3—5—7 часовъ послѣ впрыскиванія пилокарпина). Въ такихъ клѣткахъ (рис. 13) почти все тѣло ихъ занято окрашенными зернами, которыя, однако, представляются болѣе мелкими, чѣмъ обыкновенно, при чемъ разница между нижнимъ и среднимъ отдѣлами клѣтокъ сводится къ тому, что подъ ядромъ такія зерна, по крайней мѣрѣ мѣстами, лежатъ скученно и располагаются рядами. У свободной поверхности клѣточныхъ элементовъ

помѣщается ничтожный остатокъ секрета, а подъ нимъ находится узкая полоска, какъ бы составленная изъ мелкихъ ячей или, говоря точнѣе, заключающая въ себѣ почти безцвѣтныя зерна. Такимъ образомъ, при максимальной работѣ железъ ходъ секреторнаго процесса упрощается и, очевидно, состоитъ въ томъ, что перемѣщающіяся отъ основанія клѣтокъ зерна вблизи свободнаго конца ихъ теряютъ способность окрашиваться и, распадаясь, превращаются въ секретъ. А разъ это такъ, то болѣе мелкія и слабѣе окрашивающіяся желѣзнымъ гематоксилиномъ зерна, наблюдаемыя въ средней части клѣточнаго тѣла при обычныхъ условіяхъ, могутъ имѣть значеніе только промежуточнаго и притомъ необязательнаго продукта превращенія крупныхъ зеренъ нижняго отдѣла клѣтокъ; иными словами, эти зерна, прежде чѣмъ дать происхожденіе безцвѣтнымъ зернышкамъ, расщепляются на болѣе мелкія и слабѣе красящіяся глыбки. Только что изложенные факты не лишены интереса и съ обще-цитологической точки зрѣнія: если принять во вниманіе, что крупныя зерна въ клѣткахъ палочковаго эпителія соотвѣтствуютъ митохондріямъ, то изъ нашихъ наблюденій вытекаетъ, что митохондріи не прямо преобразуются въ секретъ, но предварительно подвергаются, быть можетъ, очень сложнымъ измѣненіямъ въ своихъ физико-химическихъ свойствахъ.

Въ процессѣ образованія секрета нѣкоторыми изслѣдователями отводилась видная роль клѣточнымъ ядрамъ, въ пользу чего указывали на увеличеніе ихъ объема (Мисла́вскій и Смирно́въ), на измѣненіе внѣшней формы, темную окраску при максимальной дѣятельности и, наконецъ, на выдѣленіе ими въ клѣточное тѣло особыхъ зеренъ (Максимо́въ). Что касается перваго изъ названныхъ явленій, то и намъ иногда приходилось видѣть, что ядра сецернирующихъ клѣтокъ будто набухаютъ, но такое увеличеніе ихъ не можетъ быть поставлено въ прямую связь съ секреціей, такъ какъ оно наблюдалось у однихъ животныхъ и отсутствовало у другихъ, хотя железы ихъ находились въ одинаковыхъ условіяхъ относительно работы. Далѣе не подлежитъ сомнѣнію, что неправильный видъ ядеръ отнюдь не характеризуетъ собой дѣятельнаго

состоянія клѣтокъ, но представляетъ просто искусственный продуктъ, возникающій благодаря тому, что подъ вліяніемъ фиксаторовъ ядра иногда сморщиваются и отстаютъ отъ клѣточнаго тѣла, обусловливая въ сосѣдствѣ съ собой появленіе „вакуолъ“. Едва ли имѣетъ какое-нибудь значеніе и повышенная окрашиваемость ядеръ желѣзнымъ гематоксилиномъ; не говоря уже о рѣдкости такого рода картинъ, ихъ не удается получить при другихъ способахъ окраски, напр., сафраниномъ, кислымъ фуксиномъ (по Galeotti) и т. п. Наконецъ, на своихъ препаратахъ мы не могли найти особыхъ зеренъ, лежащихъ въ клѣточномъ тѣлѣ по сосѣдству съ ядромъ и, по мнѣнію Максимова, выдѣленныхъ этими послѣдними. Впрочемъ и самому Максимову не удалось наблюдать эмиграціи составныхъ частей ядра въ клѣточное тѣло, а доказательства, приводимыя имъ за внутриядерное происхожденіе зеренъ,—ихъ прилеганіе къ ядру и одинаковая съ нимъ окраска, являются, конечно, недостаточными. Однимъ словомъ, по затронутому вопросу мы могли бы сказать, что ядро играетъ несомнѣнную роль въ изготовленіи секрета, какъ и вообще въ обмѣнѣ веществъ, но это участіе его не выражается и здѣсь, какъ во многихъ другихъ железистыхъ клѣткахъ, явственными морфологическими измѣненіями.

Займемся теперь разсмотрѣніемъ тѣхъ измѣненій, какія замѣчаются въ работающихъ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ у ихъ верхняго конца. Какъ только начинается секреція, верхній отдѣлъ клѣточнаго тѣла, занятый мелкими и характерно окрашивающимися секреторными зернышками, повидимому, нѣсколько увеличивается, затѣмъ онъ начинаетъ мало по малу уменьшаться, но при обычныхъ условіяхъ никогда не исчезаетъ совершенно. Какъ отчетливо видно на нашихъ препаратахъ, происходящіе при этомъ процессы выдѣленія секрета крайне просты и заключаются въ томъ, что отдѣльныя зернышки, набухая, превращаются въ мелкія безцвѣтныя капельки, которыя продвигаются къ свободной поверхности клѣтокъ, на пути нерѣдко сливаются между собой въ болѣе крупныя капли, выталкивающіяся въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ и даю-

щія въ немъ происхожденіе большимъ пузырямъ (рис. 10, 12, 14 и 15).

Изслѣдованіе слюнныхъ железъ пилокарпинизированныхъ животныхъ позволяетъ пополнить эти данныя нѣкоторыми интересными подробностями. Такъ, иногда удается наблюдать, что въ верхней части клѣтокъ мелкія зернышки секрета сливаются между собой и образуютъ болѣе крупныя глыбки, которыя окрашиваются слабѣе обыкновенныхъ мелкихъ гранулъ, вѣроятно, потому, что послѣднія при своемъ спаиваніи нѣсколько набухаютъ (рис. 16). Въ другихъ случаяхъ можно видѣть, что изъ мелкихъ капелекъ секрета еще внутри клѣтокъ возникаютъ болѣе крупныя капли, которыя, въ свою очередь, сливаются съ сосѣдними и ведутъ, какъ въ элементахъ междудольчатыхъ выводныхъ протоковъ, къ образованію большихъ пузырей, далеко вдающихся въ просвѣтъ слюнныхъ трубокъ. Повторными впрыскиваніями пилокарпина можно добиться того, что изъ клѣтокъ выдѣляется почти весь секретъ; сохраняются лишь слѣды его, которые могутъ имѣть различный видъ: то—это узкая и притомъ совершенно однородная, характерно окрашенная каемка у свободной поверхности клѣтокъ, то — небольшое количество секреторныхъ капель. Однако, такое состояніе, видимо, продолжается короткое время, и въ дальнѣйшемъ на первый планъ выдвигается образованіе новаго секрета. Въ виду этого получаются картины, на которыхъ въ глубинѣ клѣтокъ, поблизости ядра помѣщается мелкозернистый окрашенный секретъ, а ковнутри отъ него и до самаго конца клѣточнаго тѣла находятся мелкія секреторныя капли (рис. 17).

Описанный нами способъ выдѣленія секрета не наблюдался никѣмъ изъ прежнихъ изслѣдователей. Это обстоятельство безспорно объясняется несовершенствомъ употреблявшихся ими способовъ обработки, не позволявшихъ видѣть самый секретъ. По этой причинѣ одни авторы (Solger, Zimmermann и Illing) описывали лишь конечный результатъ секреторнаго процесса— появленіе на свободныхъ концахъ клѣтокъ свѣтлыхъ пузырьковъ, тогда какъ другіе (Миславскій, Смирновъ и R. Krause) находили, что изъ клѣтокъ въ просвѣтъ слюнныхъ тру-

бокъ выдѣляются мелкія зернышки, чего, однако, въ дѣйствительности никогда не бываетъ. Какъ показали наши контрольныя наблюденія, такого рода картины находятъ себѣ истолкованіе либо въ томъ, что изображенныя ими зерна лишь кажутся лежащими свободно въ просвѣтѣ, на дѣлѣ же принадлежатъ верхнимъ концамъ клѣтокъ, въ глубинѣ замыкающихъ lumen слюнныхъ трубокъ, либо въ томъ, что фиксаторами осаждается въ видѣ зеренъ содержимое пузырей, отдѣлившихся отъ клѣточныхъ элементовъ.

Слюнныя трубки при переходѣ въ мелкіе выводные протоки быстро суживаются и лишь на самомъ концѣ свойственныя имъ высокія цилиндрическія клѣтки становятся болѣе низкими, пріобрѣтая почти кубическую форму. Какъ извѣстно, вставочныя части покрыты въ подчелюстныхъ железахъ кубическимъ эпителіемъ, а въ железахъ околоушныхъ однимъ слоемъ вытянутыхъ въ длину утолщенныхъ клѣтокъ. Къ этому можно еще присоединить, что у собакъ и кошекъ въ подчелюстной железѣ, какъ это впервые справедливо отмѣтилъ Колосовъ (1898), эпителій является не однослойнымъ, а двуслойнымъ вслѣдствіе того, что кнаружи отъ кубическихъ клѣтокъ располагаются плоскіе базальные элементы. Впрочемъ этотъ второй слой, даже у одного и того же животнаго, въ различныхъ вставочныхъ частяхъ оказывается развитымъ далеко неодинаково: иногда базальныя клѣтки доходятъ до железистыхъ трубокъ, тогда какъ въ другихъ случаяхъ прерываются незадолго до этого. Проникнія клѣтокъ мелкихъ выводныхъ протоковъ въ просвѣтъ железистыхъ трубокъ мы не наблюдали, а тѣ картины, которыя до извѣстной степени напоминали „центроацинозные элементы“ pancreas, какъ и въ этомъ органѣ, могли быть объяснены особыми отношеніями вставочныхъ частей къ железистымъ трубкамъ.

Особенно большой величины достигаютъ кубическія клѣтки въ мелкихъ выводныхъ протокахъ подчелюстной железы кролика, гдѣ онѣ обнаруживаютъ весьма характерную дифференцировку. Именно, въ нихъ наблюдаются очень мелкія и вплотную другъ возлѣ друга лежащія

зернышки, слегка окрашивающіяся кислымъ фуксиномъ. Эти зернышки не занимаютъ всего клѣточнаго тѣла и помѣщаются въ его верхней трети, непосредственно примыкающей къ просвѣту (рис. 18). Если къ этому добавить, что размѣры зернистаго пояса измѣняются при различныхъ физіологическихъ условіяхъ и что въ работающихъ железахъ онъ представляется болѣе узкимъ, чѣмъ при голоданіи, то уже это обстоятельство заставляетъ думать, что вставочныя части обладаютъ секреторной функціей [1]). И такое значеніе ихъ не можетъ подлежать никакому сомнѣнію, такъ какъ нашими изслѣдованіями установлено, что между клѣтками здѣсь проходятъ типическіе секреторные капилляры, своимъ возникновеніемъ обязанные, конечно, поступленію въ нихъ секрета (рис. 19).

Но если мы перейдемъ къ околоушнымъ железамъ кролика, то въ элементахъ ихъ вставочныхъ частей зернистость хотя и различается, но уже съ большимъ трудомъ. Наконецъ, у собакъ и кошекъ въ разсматриваемыхъ клѣткахъ нельзя найти никакихъ зернышекъ, однако, и здѣсь въ клѣточномъ тѣлѣ замѣчаются два пояска: нижній— протоплазматическій и верхній — однородный и слабо окрашивающійся кислымъ фуксиномъ (рис. 20). Впрочемъ, весьма вѣроятно, что и у этихъ животныхъ верхній ободокъ клѣтокъ содержитъ зернышки, но послѣднія слишкомъ мелки и стоятъ за предѣлами видимаго подъ микроскопомъ. Въ этомъ нельзя не видѣть аналогіи съ тѣми отношеніями, какія представляетъ палочковый эпителій у разныхъ животныхъ: у собакъ и кошекъ верхній конецъ его элементовъ составленъ изъ явственныхъ секреторныхъ зернышекъ, между тѣмъ какъ у кроликовъ на этомъ

[1]) Ссылка v. Ebner (1899) на то, что во внутренней части клѣтокъ мелкихъ выводныхъ протоковъ въ подчелюстной железѣ кролика зернышки были открыты Nussbaum (1877—8) и Langley (1879), не совсѣмъ правильна: ихъ описанія, какъ справедливо указалъ E. Müller (1896), относятся къ зернистымъ элементамъ железистыхъ трубокъ. Впервые, повидимому, эта зернистость изображена Held (1899), а въ болѣе новое время такія же структурныя отношенія видѣлъ Fleischer (1904) въ мельчайшихъ выводныхъ протокахъ слезной железы теленка.

мѣстѣ выступаетъ лишь сплошной однородный ободокъ. Наконецъ, въ доказательство того, что вставочныя части у всѣхъ животныхъ имѣютъ прямое отношеніе къ секреціи, можно сослаться на то, что и у собакъ и кошекъ при энергичной работѣ у свободной поверхности клѣтокъ мелкихъ выводныхъ протоковъ появляются мельчайшія или нѣсколько болѣе крупныя, свѣтлыя капельки.

Подводя итоги всѣмъ изложеннымъ наблюденіямъ, мы можемъ формулировать основной выводъ своей работы слѣдующимъ образомъ. Въ изготовленіи составныхъ частей того секрета, который доставляется крупными слюнными железами, участвуютъ не только концевые отдѣлы, но и всѣ выводные протоки. А такъ какъ послѣдніе имѣютъ устройство, по существу, одинаковое во всѣхъ железахъ, и въ виду того, что наиболѣе важныя и характерныя составныя части слюны вырабатываются въ железистыхъ трубочкахъ или альвеолахъ, существующее раздѣленіе этихъ органовъ на выводные протоки и концевые отдѣлы имѣетъ достаточное физіологическое обоснованіе и должно быть сохранено.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XIV.

Рисунки сняты при помощи рисовальнаго аппарата Abbe съ Цейсовскимъ маслянымъ апохроматомъ 1,5 mm. и компенсаціоннымъ окуляромъ 4, при проэкціи на предметный столикъ микроскопа. Всѣ они, за исключеніемъ рисунка 7, сдѣланы съ препаратовъ, фиксированныхъ смѣсью сулемы, осмія и уксусной кислоты и окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ и кислымъ фуксиномъ. Рисунокъ 7 относится къ препарату, приготовленному по способу Golgi и окрашенному квасцевымъ карминомъ.

Рис. 1. Изъ крупнаго выводного протока подчелюстной железы кошки послѣ кормленія жилистымъ мясомъ въ теченіе 30 минутъ. У свободнаго конца клѣтокъ скопленіе мелкихъ темныхъ зернышекъ секрета.

Рис. 2. Крупный выводной протокъ подчелюстной железы кошки черезъ 45 минутъ послѣ впрыскиванія пилокарпина. У свободнаго конца клѣтокъ скопленіе маленькихъ секреторныхъ капель.

Рис. 3. Крупный выводной протокъ изъ подчелюстной железы кошки черезъ $1^1/_4$ часа послѣ впрыскиванія пилокарпина. Изъ клѣтокъ выдѣляется секретъ въ формѣ крупныхъ пузырей.

Рис. 4. Изъ начальной части слюнной трубки подчелюстной железы молодой кошки черезъ $^3/_4$ часа послѣ впрыскиванія пилокарпина. Эпителій двурядный, цилиндрическія клѣтки узки, на концахъ, обращенныхъ въ просвѣтъ, выдѣляютъ секретъ въ видѣ свѣтлыхъ пузырьковъ; подъ ними небольшое количество мелкозернистаго секрета.

Рис. 5. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки, голодавшей 12 часовъ. Въ нижней части клѣтокъ крупныя зерна (митохондріи) лишь мѣстами расположены радіальными рядами; въ среднемъ отдѣлѣ—болѣе мелкія и слабѣе окрашенныя глыбки; у свободныхъ концевъ — мелкозернистый секретъ. Границы между клѣтками неясны.

Рис. 6. Клѣтки изъ слюнной трубки подчелюстной железы голодавшаго котенка—съ центральными тѣльцами.

Рис. 7. Клѣтки изъ слюнной трубки подчелюстной железы кошки—съ внутриклѣточными сѣтями Golgi.

Рис. 8. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки послѣ кормленія мяснымъ порошкомъ въ теченіе 20 минутъ. Въ нижнемъ отдѣлѣ клѣтокъ между рядами зеренъ (митохондрій) выступаютъ протоплазматическія волоконца; изъ нижняго отдѣла зерна перешли въ большомъ количествѣ и въ среднюю часть клѣточнаго тѣла.

Рис. 9. Клѣтки слюнной трубки изъ того же объекта. Протоплазматическія волоконца мѣстами расположены попарно близко другъ къ другу.

Рис. 10. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки послѣ кормленія мяснымъ порошкомъ въ теченіе 15 минутъ. Границы между клѣтками видны отчетливо. Въ большинствѣ клѣтокъ зерна нижняго отдѣла расположены радіальными рядами (палочки); поясъ, занятый секретомъ, шире, чѣмъ при голоданіи, и среди его мелкозернистой массы видны маленькія секреторныя капельки.

Рис. 11. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки черезъ $1^1/_2$ часа послѣ впрыскиванія пилокарпина. Въ нижнемъ отдѣлѣ клѣтокъ количество зеренъ уменьшено; они располагаются рядами, отдѣляющимися другъ отъ друга свѣтлыми прослойками; у свободныхъ концовъ клѣтокъ секрета немного.

Рис. 12. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки послѣ кормленія жилистымъ мясомъ въ теченіе 47 минутъ. Въ нижнемъ отдѣлѣ клѣтокъ зерна (митохондріи) лежатъ группами; между ними широкія свѣтлыя прослойки. Количество секрета уменьшено; въ просвѣтѣ крупныя капли секрета.

Рис. 13. Слюнная трубка изъ подчелюстной железы кошки черезъ 5 часовъ послѣ впрыскиванія пилокарпина. Зерна (митохондріи) мельче, чѣмъ при обыкновенныхъ условіяхъ, въ нижнемъ отдѣлѣ лежатъ кучками и въ огромномъ количествѣ переходятъ въ среднюю часть клѣточнаго тѣла, но до остатковъ секрета не достигаютъ, отдѣляясь отъ нихъ мелкими почти безцвѣтными глыбками.

Рис. 14 и 15. Изъ слюнныхъ трубокъ подчелюстной железы котенка послѣ кормленія размельченными сухарями въ теченіе 1 часа. Раствореніе зернышекъ секрета съ образованіемъ капель и выдѣленіе послѣднихъ въ просвѣтъ протока.

Рис. 16. Изъ слюнной трубки подчелюстной железы кошки черезъ $1^1/_2$ часа послѣ впрыскиванія пилокарпина. Сліяніе зернышекъ секрета въ болѣе крупныя глыбки и выдѣленіе его въ видѣ пузырей.

Рис. 17. Изъ слюнной трубки подчелюстной железы кошки черезъ 9 часовъ послѣ двукратнаго впрыскиванія пилокарпина. Поясъ занятый секретомъ широкій; внизу состоитъ изъ мелкихъ зеренъ, ближе къ просвѣту изъ свѣтлыхъ капелекъ. По сосѣдству съ ядрами видны полурастворенныя капли осмированнаго жира.

Рис. 18. Изъ подчелюстной железы кролика черезъ $2^1/_2$ часа послѣ впрыскиванія пилокарпина. Слѣва слюнная трубка, переходящая во вставочную часть, къ которой справа примыкаетъ железистая трубка съ двоякаго рода секреторными элементами: свѣтлыми и зернистыми. Въ слюнной трубкѣ зерна-митохондріи занимаютъ большую часть клѣтокъ; у свободныхъ концевъ послѣднихъ секретъ въ видѣ однородной массы. Въ элементахъ вставочной части у просвѣта мельчайшія секреторныя зернышки.

Рис. 19. Изъ подчелюстной железы кролика послѣ кормленія въ теченіе 40 минутъ. Вставочная часть (слѣва) и начало железистой трубки (справа). Между клѣтками вставочной части въ двухъ мѣстахъ видны секреторные капилляры.

Рис. 20. Разрѣзъ вставочной части изъ подчелюстной железы кошки послѣ кормленія измельченными сухарями въ теченіе 25 мин. Эпителій однорядный; въ его клѣткахъ наблюдается два пояса: нижній—протоплазматическій, и верхній, заключающій секретъ въ формѣ однородной массы.

ЛИТЕРАТУРА.

(Отмѣченныя звѣздочками работы не были доступны въ подлинникѣ и цитированы по рефератамъ).

1. Altmann, R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2 Aufl. Leipzig. 1894.

*2. Asp, G. Bidrag tiel spottkörtlarnes mikroskopiska anatomi. Akad. Abhandl. Helspingfors. 1871.

3. Boll, Fr. Ueber den Bau der Thränendrüse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5. 1868.

4. — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der acinosen Drüsen. Inaug. Diss. Berlin. 1869.

5. Ebner, V. v. Ueber die Anfänge der Speichelgänge in der Alveolen der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8. 1872.

6.—Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6 Aufl. Bd. III. 1899.

*7. Eckhard, C. Ueber den Eintritt in das Blut injicierten indigschwefelsauren Natrons in den Speichel. Beiträge zur Physiologie C. Ludwig zu seinem 70 Geburtstag gewidmet. Leipzig. 1887.

8. Fleischer, B. Beiträge zur Histologie der Thränendrüse und zur Lehre von den Sekretgranula. Anat. Heft., Bd. 26. 1904.

9. Frey, H. Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 5 Aufl. 1876.

10. Heidenhain, M. Plasma und Zelle. Zweite Lief. Iena. 1911.

11. Heidenhain, R. Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handb. der Physiologie von L. Hermann, Bd. 5. 1880, русс. перев. 1886.

12. Held, H. Beobachtungen am tierischen Protoplasma. 1. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1899.

13. Henle, I. Handbuch der Anatomie des Menschen. Eingeweidelehre. Bd. 2. 2 Aufl. 1873.

14. Illing, G. Vergleichende makroskopische und mikroskopische Untersuchungen über die submaxillares Speicheldrüsen der Haussäugetiere. Anat. Heft. Bd. 26. 1904.

*15. Klein, E. Observations on the structure of cells and nuclei. Quart. Journ. of micr. Scienc. New Ser. V. 19. 1879.

16. — On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas. Ibidem. V. 22. 1882.

17. Ковалевскій, Н. Ueber das Blutgefässystem der Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885.

18. Kölliker, A. Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. 2 Bd. Leipzig. 1850—52.

19. Колосовъ, А. Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58. 1898.

20. — Zur Anatomie und Physiologie der Drüsenepithelzellen. Anat. Anz., Bd. 21. 1902.

21. Krause, R. Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45. 1895.

22. — Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Bedeutung der Gianuzzi'schen Halbmonde. Ibid., Bd. 49. 1897.

23. — Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Ueber die Ausscheidung des indig-schwefelsauren Natrons durch die Glandula submaxillaris. Ibid. Bd. 59. 1902.

24. Krause, W. Ueber die Drüsennerven. 1 Die Ganglien in den Drüsen. Zeitschr. f. rat. Medic., Bd. 31, R. IV. 1864.

25. Лавдовскій, М. Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13. 1877.

26.—Аппаратъ пищеваренія. Основанія къ изученію микроскопической анатоміи человѣка и животныхъ. Подъ редакц. М. Д. Лавдовскаго и Ф. В. Овсянникова; т. 2. Петербургъ. 1888.

*27. Langley, I. N. On the structure of serous glands in rest and activity. Procedings of the Royal. Soc., V. 29. 1879.

28. Lazarus, A. Ueber die sekretorische Function der Stäbchenepithelien in den Speicheldrüsen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd 42. 1888.

29. Максимовъ, А. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58. 1901.

30. Mayer, S. Einige Bemerkungen über Nerven der Speicheldrüsen. Ibid., Bd. 6. 1870.

31. Merkel, F. Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm. Leipzig. 1883.

32. Мислављскій, Н., и Смирновъ, А. Къ ученію о слюноотдѣленіи. Труд. Общ. Ест. при Казан. Унив., т. 29. 1895.

33. — Weitere Untersuchungen über die Speichelsekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol.; Physiol. Abt. 1896.

34. Müller, E. Drüsenstudien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.

35. Nussbaum, M. Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. 1. u. 2. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13 u. 15. 1877—1878.

36. Pflüger, E. Ueber die Endigungen der Sekretionsnerven in den Speicheldrüsen. Ctbl. f. medic. Wissensch., Bd. 4. 1866.

37. — Ueber die Epithelien der Gland. submaxillaris. Ibidem.

38. — Ueber eine Endigungsart der Sekretionsnerven in den Speicheldrüsen. Ibid.

39. — Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen und die Entwicklung der Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5. 1869.

40. — Die Speicheldrüsen. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig. 1871; русс. перев. 1873.

41. Ranvier, L. Note sur la structure des glandes acineuses. Annotations au Traite d'Histologie et d'Histochémie de Frey. 1870.

42. Regaud, Cl., et Mawas, I. Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les mammifères. Compt. rend. d. l. Soc. d. Biolog., T. 66. 1909.

43.—Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, mitochondries, grains de ségregation) dans les cellules séro-zymogènes das acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Compf. rend. Assoc. Anat. Nancy. 1909.

44. Schultze, O. Ueber die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 38. 1911.

45. Schiefferdecker, P. Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23. 1884.

*46. Solger, B. Ueber den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Festschr. z. 70 Geburtstag von C. Gegenbaur. Bd. 2. 1896.

47. Steiner, H. Ueber das Epithel der Ausführungsgänge der grösseren Drüsen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40. 1892.

48. Werther, M. Einige Beobachtungen über die Absonderung der Salze im Speichel. Arch. f. d. gesam. Physiol., Bd. 38. 1886.

*49. Zerner, Th. Ein Beitrag zur Theorie der Drüsensekretion. Wien. med. Jahrb. 1886.

50. Zimmermann, K. W. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52. 1898.

Хондроидная ткань въ сердцѣ человѣка.

Д. Третьяковъ.

Одесса.

Табл. XV.

Введеніе.

Нѣсколько лѣтъ тому назадъ я описалъ (33) въ стѣнкѣ венозныхъ синусовъ осязательныхъ волосъ млекопитающихъ особую ткань, основное вещество которой отличается весьма ясно выраженнымъ сродствомъ къ основнымъ анилиновымъ краскамъ. На основаніи гистологическаго анализа этой ткани, я пришелъ къ заключенію, что ея базофильное основное вещество можно считать видоизмѣненнымъ межфибриллярнымъ „склеивающимъ“ веществомъ соединительной ткани. Въ виду отношеній найденной мною разновидности соединительной ткани къ анилиновымъ краскамъ, я назвалъ ее базофильною студенистою тканью. Я высказалъ при этомъ убѣжденіе, что распространеніе такой ткани вовсе не ограничивается стѣнками венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ и что она вообще довольно часто встрѣчается въ тѣлѣ позвоночныхъ животныхъ, въ различныхъ органахъ. Въ то же время я обнаружилъ базофильную ткань въ интимѣ крупныхъ артерій млекопитающихъ, вслѣдствіе чего я и предположилъ, что базофильная ткань является, вѣроятно, весьма характерною составною частью стѣнки кровеносныхъ сосудовъ. Такое предположеніе давало возможность понять появленіе базофильной ткани въ стѣнкѣ венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ.

Я имѣлъ тогда же возможность указать присутствіе базофильной ткани въ стѣнкѣ аорты такого примитив-

наго позвоночнаго животнаго, какимъ является рѣчная минога (*Lampetra fluviatilis L.*).

Въ открытыхъ Vialleton (37) двухъ подушкахъ, включенныхъ въ стѣнку луковицы аорты упомянутаго животнаго, я нашелъ базофильную ткань съ такими же свойствами ея, какъ въ стѣнкѣ венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ. Vialleton самъ отмѣтилъ способность ткани подушекъ жадно воспринимать окраску квасцовымъ гематоксилиномъ, а также нѣкоторыя свойства этой ткани, напоминающія таковыя основного вещества типичнаго гіалиноваго хряща.

Впослѣдствіи я убѣдился, большею частью путемъ случайныхъ наблюденій, что базофильная студенистая ткань имѣется въ стѣнкѣ крупныхъ артерій и въ сердцѣ всѣхъ изслѣдованныхъ мною позвоночныхъ животныхъ. Въ особенности благопріятными объектами оказались клапаны въ луковицѣ аорты лягушки и полулунные клапаны аорты и легочной артеріи у кошки. Въ нихъ я могъ обнаружить базофильную ткань, отличающуюся такимъ же отношеніемъ къ фиксирующимъ реактивамъ и краскамъ, какое замѣчено было мною въ базофильной ткани осязательныхъ волосъ.

Независимо отъ моихъ наблюденій и, повидимому, не зная моего упомянутаго выше (33) сообщенія, E. Björling (2) опубликовалъ свои изслѣдованія надъ базофильною тканью, встрѣченной имъ въ стѣнкѣ крупныхъ артерій у человѣка. Эта ткань названа авторомъ „мукоидною“. Она встрѣчается, по наблюденіямъ его, въ интимѣ и въ средней оболочкѣ артерій. Авторъ категорически утверждаетъ, что подобнаго рода ткань до него никѣмъ не была указана въ стѣнкѣ кровеносныхъ сосудовъ.

Техническая сторона изслѣдованій Björling значительно уклоняется отъ способовъ моего анализа базофильной ткани. Авторъ мало обратилъ вниманія на дѣйствіе различныхъ реактивовъ при фиксированіи ткани и основалъ свои наблюденія преимущественно на примѣненіи способа окраски метиленовою синью и анилиновыми квасцами по рецепту Unna. Björling обнаружилъ въ данномъ случаѣ специфичность этой окраски. Мукоидная ткань автора окра-

шивается, по способу Unna, немного имъ модифицированному, въ красный или розовый цвѣтъ, между тѣмъ какъ коллагенныя волокна остаются голубыми или голубовато-сѣрыми. Прослойки мукоидной ткани при этой окраскѣ превосходно выдѣляются среди остальныхъ составныхъ частей стѣнки аорты. При болѣе детальномъ изслѣдованіи авторъ убѣдился въ томъ, что мукоидная ткань состоитъ изъ однороднаго, принимающаго розоватый тонъ основного вещества и волнистыхъ тончайшихъ нитей, образующихъ густѣйшее сплетеніе и окрашивающихся въ красный цвѣтъ.

Кромѣ такой специфической окраски мукоидной ткани, Björling пользовался другими методами; среди нихъ имѣются и такіе, которые примѣнялъ я для изученія базофильной студенистой ткани. Поскольку я могу судить о результатахъ этихъ методовъ, мукоидная ткань автора вполнѣ соотвѣтствуетъ описанной мною базофильной ткани. Само собою разумѣется, что послѣ знакомства съ работою Björling я поспѣшилъ примѣнить предложенную имъ модификацію способа Unna къ имѣвшемуся въ моемъ распоряженіи матеріалу. Первый же опытъ съ окраской по способу Björling стѣнки венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ далъ мнѣ неопровержимыя доказательства полнаго тождества базофильной ткани съ мукоидною тканью Björling.

Несмотря на отсутствіе въ работѣ означеннаго автора систематическихъ изысканій надъ вліяніемъ фиксирующихъ жидкостей на мукоидную ткань, и въ этомъ отношеніи, судя по немногимъ даннымъ автора, имѣется полное соотвѣтствіе между нашими наблюденіями. Гораздо меньшее значеніе имѣетъ разница названій. Авторъ указываетъ, что его мукоидная ткань окрашивается муцикарминомъ, но въ проявленіи этого свойства нѣтъ постоянства. Не чужды возраженій и другія, приводимыя авторомъ, доказательства присутствія муцина въ изученной имъ ткани. Гораздо важнѣе наблюденіе автора надъ тѣмъ, что специфичность окраски по его способу утрачивается, если объектъ при фиксаціи обработанъ слабою щелочью или сильно разбавленнымъ спиртомъ. Такіе реактивы, повидимому, извле-

каютъ изъ ткани вещество, обусловливающее специфичность окраски. Такое явленіе авторъ сравниваетъ съ потерею основнымъ веществомъ типичнаго гіалиноваго хряща характерной для него базофиліи, замѣченной Hansen (7) при означенныхъ выше условіяхъ. Björling самъ при этомъ замѣчаетъ, что подобнаго рода явленія мало говорятъ въ пользу содержанія муциновъ въ веществѣ открытой имъ ткани, тѣмъ не менѣе сохраняетъ для нея принятое имъ названіе, говоря, правда, не объ муцинной, а только о мукоидной ткани.

Изслѣдуя результаты окраски по Björling, я убѣдился, что, кромѣ специфичности, она обладаетъ еще другими достоинствами. Я могъ обнаружить въ базофильной ткани осязательныхъ волосъ составъ ея изъ основного вещества и основныхъ нитей (Grundsubstanzfibrillen), лишь разрушая реактивами основное вещество. Метиленовая синь при протравѣ квасцовымъ анилиномъ окрашиваетъ то и другое in situ. Далѣе, нужно поставить Björling въ заслугу его доказательство спеціальной природы основныхъ нитей, такъ какъ онъ нашелъ, что послѣднія значительно менѣе противустоятъ переваривающему дѣйствію панкреатическаго сока, чѣмъ коллагенныя волокна. При варкѣ, наоборотъ, основныя нити оказываются болѣе стойкими, чѣмъ коллагенныя волокна.

Исключая нѣкоторыя стороны изслѣдованія Björling, съ которыми я не согласенъ, въ общемъ я нахожу его данныя соотвѣтствующими дѣйствительности.

Вслѣдствіе этого я считаю излишнимъ описывать признаки и распредѣленіе мукоидной, т. е. базофильной, ткани въ стѣнкѣ артеріальныхъ сосудовъ человѣка. Я хочу лишь указать, что такая же ткань играетъ значительную роль въ построеніи нѣкоторыхъ опорныхъ образованій, или скелета, человѣческаго сердца. Распространеніе изслѣдованія на другихъ позвоночныхъ предпринялъ мой ученикъ, студ. Загоровскій, также пришедшій уже къ результатамъ, готовымъ для опубликованія [1]).

[1]) Статья Загоровскаго будетъ помѣщена въ этомъ Архивѣ.

Когда наши совмѣстныя изслѣдованія были вполнѣ закончены, появилась первая часть обширнаго труда Favaro (5), который, описывая развитіе сердца позвоночныхъ, встрѣтился съ весьма характерною тканью его стѣнки, называемою авторомъ гематоксилинофильною тканью. На основаніи приводимыхъ авторомъ признаковъ послѣдней, я прихожу къ убѣжденію, что и подъ этимъ новымъ названіемъ кроется все та же базофильная студенистая соединительная ткань, хотя Favaro не далъ подробнаго гистологическаго анализа своей гематоксилинофильной ткани. По изслѣдованіямъ автора, эта ткань оказывается въ высшей степени важной и имѣющейся у всѣхъ изслѣдованныхъ имъ представителей позвоночныхъ составною частью сердечнаго скелета. Наблюденія Favaro еще не коснулись сердца человѣка, но, по другимъ даннымъ, мало согласованнымъ между собой и приведеннымъ въ книгѣ Tandler (31), можно заключить, что и въ сердцѣ человѣка нѣкоторые авторы уже отмѣтили ткань, подобную мукоидной Björling и гематоксилинофильной Favaro.

Наблюденія Загоровскаго и мои имѣли въ виду, кромѣ выясненія распространенія базофильной ткани и подтвержденія тождества ея съ мукоидной тканью Björling и съ гематоксилинофильной тканью Favaro, еще и детальный гистологическій анализъ этой ткани, который могъ бы дать руководящія указанія въ цѣляхъ опредѣленія мѣста базофильной ткани среди другихъ разновидностей соединительной ткани.

Матерьялъ и способы его обработки.

Благодаря любезности ректора Новороссійскаго Университета проф. Д. П. Кишенскаго и проз. барона М. М. Тизенгаузена, я получалъ достаточный матерьялъ для своихъ работъ, свободный отъ нежелательныхъ патологическихъ измѣненій, изъ секціонной старой Одесской Городской больницы. Особенно благопріятнымъ для изслѣдованія базофильной ткани оказалось сердце вполнѣ здороваго 30-ти лѣтняго самоубійцы. Рисунки на прила-

гаемой таблицѣ исполнены по препаратамъ именно этого сердца. Обоимъ названнымъ выше лицамъ я долженъ высказать за ихъ предупредительность глубокую благодарность. Каждое сердце было прежде всего зафиксировано цѣликомъ въ 5% формалинѣ или въ смѣси спирта съ формалиномъ. Черезъ сутки небольшіе кусочки сердца перемѣщались въ нейтральный абсолютный спиртъ, въ которомъ сохранялись до дальнѣйшихъ обработокъ. Для лучшаго сохраненія структуры базофильной ткани при фиксаціи необходимо пользоваться вообще нейтральными или слабо кислыми реактивами, и послѣ фиксаціи кусочки сердца не должны долго оставаться въ формалинѣ или спиртѣ съ формалиномъ. Не слѣдуетъ также долго держать заключенные въ целлоидинъ препараты вмѣстѣ съ пробками въ разведенномъ спиртѣ. Въ противномъ случаѣ ослабляется сродство базофильной ткани къ основнымъ краскамъ.

Для окраски препаратовъ я вновь продѣлалъ рядъ окрасокъ парафиновыхъ и целлоидиновыхъ срѣзовъ, которыя я примѣнялъ при изслѣдованіи ткани въ стѣнкахъ венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ. Таковыми были по преимуществу комбинаціи основныхъ красокъ съ кислыми, причемъ наилучшіе результаты дала мнѣ окраска тіониномъ и эозиномъ. Для этой цѣли я оставлялъ разрѣзы на сутки въ слабомъ растворѣ тіонина и, послѣ короткаго промыванія въ дестиллированной водѣ, помѣщалъ ихъ въ 10—7% молибденовокислый аммоній. Черезъ четверть часа слѣдуетъ основательная, не менѣе какъ въ теченіе четверти же часа промывка въ дестиллированной водѣ, окраска воднымъ растворомъ эозина (1%) и обработка спиртомъ и ксилоломъ.

Такая окраска обнаруживаетъ съ достаточною точностью базофильную ткань даже при пониженной базофиліи послѣдней. Къ сожалѣнію, она не выясняетъ строенія самой ткани. Для послѣдней цѣли я считаю, какъ и прежде, наиболѣе пригодной окраску Бёмеровымъ гематоксилиномъ съ послѣдующей окраской пикрофуксиномъ. При надлежащимъ образомъ установленныхъ срокахъ окраски получаются очень хорошо дифференцированные препараты. Слѣдуетъ лишь имѣть хорошій, не особенно

старый гематоксилинъ, не употреблявшійся ни разу, и окрашивать имъ до тѣхъ поръ, пока еще при максимальной окраскѣ не утрачивается прозрачность препарата. Открашиваніе въ растворѣ пикрофуксина производится осторожно, при контролѣ подъ микроскопомъ. Лучше пользоваться нормальнымъ растворомъ пикрофуксина (по Van Gieson), разбавленнымъ водою въ четыре раза. При соблюденіи указанныхъ предосторожностей базофильная ткань остается лиловой, между тѣмъ какъ коллагенныя волокна принимаютъ красный, а эластическія—лиловый тонъ. При слишкомъ сильной окраскѣ пикрофуксиномъ базофильная ткань становится грязно-желтой. Съ этимъ свойствомъ ткани встрѣтились въ своихъ изслѣдованіяхъ Favaro (5) и Tandler (31), указывающіе, что найденная ими базофильная (гематоксилинофильная) ткань сердца по способу Van Gieson окрашивается въ желтый цвѣтъ. Björling (2) также не могъ получить съ помощью этой окраски достаточно дифференцированныхъ препаратовъ. Всѣ эти неудачи авторовъ объясняются, по моему опыту, тѣмъ, что для каждаго новаго матерьяла необходимо путемъ предварительныхъ опытовъ испытать различныя концентраціи растворовъ пикрофуксина, а также и опредѣлить необходимое время для окраски гематоксилиномъ. Мои растворы Бёмерова гематоксилина, имѣвшіе обычную концентрацію, требовали полчаса времени для окраски базофильной ткани, которая сохраняла интенсивно лиловый цвѣтъ при послѣдующемъ погруженіи разрѣза на одну минуту въ пикрофуксинъ.

Методъ Unna, въ модификаціи Björling, я примѣнялъ безъ всякихъ измѣненій, только, вслѣдствіе качествъ имѣвшагося въ моемъ распоряженіи раствора полихромовой метиленовой сини, приходилось окрашивать его вдвое долѣе, чѣмъ указываетъ Björling. Я убѣдился, что эта окраска по специфичности нисколько не лучше окраски гематоксилиномъ—пикрофуксиномъ, и такъ какъ она требуетъ непремѣнно парафиновыхъ разрѣзовъ, то для топографіи скопленій базофильной ткани второй способъ окраски оказывается болѣе пригоднымъ, чѣмъ способъ Björling.

Имѣя въ виду сравнить базофилію интересующей насъ ткани съ базофиліей основного вещества хряща, я велъ параллельный рядъ наблюденій надъ послѣднимъ, что привело меня къ необходимости использовать ту методику фиксацій и окрасокъ, которая была разработана Hansen (7) въ его капитальномъ трудѣ о строеніи хряща. Изъ предложенныхъ этимъ авторомъ методовъ весьма полезнымъ оказался способъ окраски метиленовою синью и пикрофуксиномъ точно по рецепту автора. Оказалось, что такой способъ окраски обнаруживаетъ базофильную ткань такъ же точно, какъ базофилію основного вещества хряща, и въ то же время обнаружилось полное соотвѣтствіе съ результатами окраски по Björling и гематоксилиномъ—пикрофуксиномъ. Однако, въ примѣненіи къ базофильной ткани сердца способъ Hansen оказался все-таки менѣе цѣннымъ, чѣмъ два послѣдніе способа, такъ какъ онъ слабо дифференцируетъ клѣточныя ядра. Для Hansen это обстоятельство не имѣло значенія, такъ какъ онъ сосредоточилъ почти все вниманіе на изслѣдованіи основного вещества хряща, въ моемъ же случаѣ было весьма важно прослѣдить и клѣтки съ ихъ отростками въ базофильной ткани сердца. Впрочемъ, безполезной окраску Hansen я не могу назвать, наоборотъ, съ ея помощью легче всего убѣдиться въ принципіальномъ тождествѣ отношеній хряща и базофильной ткани къ фиксирующимъ жидкостямъ и красящимъ веществамъ.

На основаніи такого сходства и результатовъ изслѣдованій Hansen, я прихожу къ убѣжденію, что въ базофильной ткани, какъ и въ основномъ веществѣ хряща, имѣются соединенія хондроитиново-сѣрной кислоты и что эти соединенія обусловливаютъ базофилію въ обоихъ случаяхъ. Вслѣдствіе этого я предложилъ бы и буду самъ въ послѣдующемъ изложеніи называть разновидность соединительной ткани, обладающую базофильнымъ основнымъ веществомъ, хондроидною тканью. Этотъ терминъ не новый: его можно встрѣтить въ статьяхъ Studnička и Schaffer; но онъ никѣмъ не былъ точнымъ образомъ формулированъ. Онъ имѣетъ свой смыслъ не только въ микрохимическомъ отношеніи, но и съ мор-

фологической точки зрѣнія, ибо, какъ мы увидимъ ниже, хондроидная ткань стоитъ близко къ хрящу и способна принимать подобныя послѣднему формы.

Не безъ пользы оказалось далѣе примѣненіе окраски резорцинъ-фуксиномъ и орсеиномъ. Дѣло въ томъ, что окраска гематоксилиномъ и пикрофуксиномъ даетъ нерѣдко картины, которыя можно понять лишь при сравненіи ихъ съ результатами окраски двумя означенными веществами. Оказалось, что хондроидная ткань окрашивается, хотя и не особенно интенсивно, какъ резорцинъ-фуксиномъ, такъ и орсеиномъ. При ближайшемъ изслѣдованіи обнаруживается еще, что окрашиваются, главнымъ образомъ, основныя нити, при чемъ ихъ окраска никогда не достигаетъ интенсивности таковой эластическихъ волоконъ. И въ этомъ отношеніи сказывается сходство съ хрящемъ, такъ какъ Ruppricht (20) имѣлъ возможность, при соблюденіи нѣкоторыхъ условій, окрасить орсеиномъ основныя нити въ гіалиновомъ хрящѣ. Загоровскій [1]) точно такъ же получалъ окраску основныхъ нитей базофильной ткани въ сердцѣ низшихъ позвоночныхъ съ помощью орсеина.

При изслѣдованіи базофильной ткани сумки осязательныхъ волосъ я убѣдился, что для правильнаго ея анализа необходимо не только изучить ее, какъ таковую, но также и въ измѣненномъ дѣйствіемъ различныхъ реактивовъ состояніи. Для этой цѣли я рекомендую слабую жидкость Flemming. Она совершенно уничтожаетъ базофильное основное вещество, оставляя лишь сплетеніе основныхъ волоконъ. По сравненію съ результатами окраски метиленовою синью и квасцовымъ анилиномъ, сплетеніе основныхъ нитей кажется послѣ флеммингової жидкости деформированнымъ; повидимому, растворенію основного вещества предшествуетъ его разбуханіе и образованіе мѣстныхъ вакуолъ. Частичная вакуолизація очень часто происходитъ въ основномъ веществѣ уже при обработкѣ сердца не вполнѣ нейтральнымъ формалиномъ. Хромовая и пикриновая кислоты сами по себѣ растворяютъ основное

[1]) См. подстр. примѣчаніе на стр. 274.

вещество, при чемъ иногда остовъ изъ основныхъ волоконъ оказывается менѣе деформированнымъ, чѣмъ послѣ флеммингової жидкости, но онъ пріобрѣтаетъ способность весьма интенсивно окрашиваться фуксиномъ и другими кислыми красками. Вслѣдствіе этого основныя волокна послѣ такой окраски съ трудомъ можно отличить отъ ацидофильныхъ коллагенныхъ.

Дѣйствіе другихъ реактивовъ зависитъ отъ характера и количества входящихъ въ нихъ кислотъ. Дѣйствіе слабыхъ растворовъ минеральныхъ кислотъ и чистой уксусной кислоты сопровождается всегда значительными измѣненіями хондроидной ткани, такъ какъ разбухающія клейдающія волокна, окружающія и пересѣкающія островки означенной ткани, послѣ растворенія ея основного вещества сдавливаютъ остовъ, состоящій изъ основныхъ волоконъ, деформируя его до неузнаваемости.

Очень важною, въ цѣляхъ сравненія хондроидной ткани съ хрящемъ, я считаю обработку ея пепсиномъ и трипсиномъ, которую можно производить какъ на кусочкахъ сердца, такъ и на парафиновыхъ разрѣзахъ. Вслѣдствіе значительной сопротивляемости коллагенныхъ и эластическихъ волоконъ сердца искусственному перевариванію, форма подвергаемыхъ послѣднему кусочковъ ткани долгое время остается неизмѣненной, и послѣ окончательной обработки хондроидная ткань легко замѣчается на разрѣзахъ, конечно, въ измѣненномъ видѣ или въ совершенно разрушенномъ состояніи.

Въ противоположность кислотамъ, щелочные растворы, если примѣнять ихъ въ концентраціи, не вызывающей общаго разрушенія соединительнотканныхъ образованій, не производятъ какихъ-либо характерныхъ измѣненій хондроидной ткани, ослабляя лишь въ различной степени ея базофилію. Примѣненный мною рядъ фиксацій, рекомендованныхъ для выясненія различныхъ гистологическихъ деталей (обработка по Бельшовскому и т. под.), въ приложеніи къ хондроидной ткани не далъ осязательныхъ результатовъ, какъ не дало ихъ и примѣненіе прижизненныхъ окрасокъ.

Топографія хондроидной ткани въ сердцѣ человѣка.

Хондроидная ткань встрѣчается, по моимъ наблюденіямъ, въ видѣ незначительныхъ прослоекъ въ міокардѣ и эндокардѣ всѣхъ отдѣловъ сердца взрослаго человѣка. Значительныя количества ея съ правильными и постоянными топографическими отношеніями встрѣчаются въ томъ соединительнотканномъ образованіи, которое извѣстно подъ названіемъ сердечнаго скелета (Tandler, 31), и въ клапанахъ.

Въ міокардѣ прослойки хондроидной ткани замѣтны кое-гдѣ среди мышечныхъ волоконъ, безъ всякаго строгаго отношенія къ слоямъ послѣднихъ. Тамъ, гдѣ эти волокна имѣются въ продольномъ разрѣзѣ, прослойки хондроидной ткани кажутся лежащими между ними коллагенными волокнами, но окраска тіониномъ или гематоксилиномъ съ пикрофуксиномъ сейчасъ же обнаруживаетъ особую природу прослоекъ. Включенныя въ нихъ клѣтки ничѣмъ не отличаются отъ прочихъ фибробластовъ межмышечной соединительной ткани. Нужно замѣтить, что базофилія хондроидныхъ прослоекъ выражена не всегда хорошо, и окраска ихъ указанными способами не даетъ такихъ рѣзко диференцированныхъ препаратовъ, какъ въ болѣе типичныхъ случаяхъ.

Тѣмъ не менѣе, хондроидныя прослойки хорошо отличаются своимъ отношеніемъ къ окраскамъ отъ клейдающихъ волоконъ. Нерѣдко онѣ сопровождаютъ мелкія артеріальныя вѣточки.

Въ эндокардѣ базофилія соединительной ткани выступаетъ мѣстами довольно ясно. Хондроидная ткань образуетъ здѣсь небольшіе очаги, имѣющіе въ поперечномъ разрѣзѣ форму чечевицы; чаще всего встрѣчаются они въ membrana propria эндокарда. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ они образуютъ низкія эндокардіальныя подушки, выступающія въ полость сердца. Довольно постоянно залегаютъ подобнаго рода подушки въ эндокардѣ желудочковъ въ области фиброзныхъ колецъ сердца. Продолжаясь въ ткань самихъ колецъ, скопленія хондроидной ткани здѣсь

вступаютъ въ связь съ такою же тканью атріовентрикулярныхъ клапановъ.

Chordae tendineae состоятъ, по общепринятымъ воззрѣніямъ, изъ сухожильнаго осевого тяжа и эндокардіальнаго покрова. Послѣдній, по моимъ наблюденіямъ, свободенъ отъ хондроидной ткани, которой нѣтъ и въ осевомъ тяжѣ. Характерною особенностью эндокардіальнаго покрова является богатство его эластическими волокнами. То же строеніе имѣется и въ областяхъ атріовентрикулярныхъ клапановъ, являющихся непосредственнымъ продолженіемъ chordae tendineae и состоящихъ изъ расходящихся вѣерообразно волоконъ послѣднихъ. Но по мѣрѣ того, какъ заслонка пріобрѣтаетъ свое собственное строеніе, освобождаясь отъ вліянія chordae tendineae, тѣмъ большее участіе принимаетъ хондроидная ткань въ строеніи ея слоевъ. Эта ткань залегаетъ въ среднемъ слоѣ заслонки (рис. 1), но и эндокардіальный покровъ заслонки не свободенъ отъ скопленій хондроидной ткани, заполняющей по преимуществу мѣста, гдѣ скрещиваются пучки коллагенныхъ волоконъ. Здѣсь хондроидная ткань образуетъ возвышенія въ формѣ узелковъ, или подушекъ. Къ той же категоріи образованій относятся, по моимъ наблюденіямъ, встрѣчающіеся иногда около свободнаго края заслонки бугорки, извѣстные подъ названіемъ nodul Albini.

Какъ я уже сказалъ выше, скопленія хондроидной ткани вообще встрѣчаются въ эндокардѣ заслонки, на внутренней и наружной ея сторонахъ. Они могутъ занимать всю толщу эндокарда вплоть до эндотелія. Чаще всего можно видѣть ихъ на внутренней, т. е. обращенной въ сторону предсердія, сторонѣ заслонки. Мѣстами трудно бываетъ рѣшить, превращенъ ли въ хондроидную ткань самъ эндокардъ, или же онъ, кромѣ слоя эндотелія, исчезъ и средній хондроидный слой разросся на его счетъ вплоть до эндотелія, такъ какъ граница между эндокардомъ и среднимъ слоемъ маскируется одинаковымъ строеніемъ хондроидной ткани обоихъ слоевъ. Особенно сказывается это обстоятельство въ узелкахъ на свободномъ краѣ заслонки.

Въ среднемъ слоѣ заслонки хондроидная ткань образуетъ прослойки, кажущіяся на поперечномъ разрѣзѣ неправильно ограниченными тяжами, сквозь которые проникаютъ еще въ различныхъ направленіяхъ коллагенныя волокна. Впрочемъ, количество послѣднихъ не такъ велико, чтобы оправдывать ходячее опредѣленіе слоя, какъ lamina fibrosa (Mittelschicht Beitzke, Grundstock Königer). По моему мнѣнію, нельзя разсматривать средній слой, какъ непосредственное продолженіе сухожильныхъ осевыхъ тяжей chordae tendineae. Пучки волоконъ послѣднихъ распространяются прежде всего на наружной, обращенной въ полость желудочка сторонѣ заслонки, оставаясь въ эндокардіальномъ покровѣ. Лишь нѣкоторые пучки опускаются въ средній слой (рис. 1), но здѣсь они не составляютъ главной части слоя и хорошо отличаются отъ хондроидной ткани.

Благодаря указанному мною распредѣленію хондроидной ткани, на окрашенныхъ гематоксилиномъ и пикрофуксиномъ препаратахъ средній слой атріовентрикулярной заслонки имѣетъ различной густоты лиловый оттѣнокъ, а не ярко-красный, какъ указываетъ Tandler (31). Въ красный и розовый цвѣта окрашивается онъ по способу Unna, отличаясь отъ сохраняющихъ голубую окраску коллагенныхъ волоконъ слоевъ эндокарда. Въ виду того, что средній слой образуется преимущественно хондроидною тканью, я предлагаю назвать его хондроидной пластинкой атріовентрикулярной заслонки. Кромѣ хондроидной ткани и коллагенныхъ волоконъ, въ хондроидной пластинкѣ замѣчаются немногочисленныя эластическія волокна. Клѣтки хондроидной ткани въ хондроидной пластинкѣ и въ ея эндокардѣ мало чѣмъ отличаются отъ обычныхъ фибробластовъ и лишь тамъ, гдѣ залегаютъ крупныя скопленія ткани съ хорошо выраженной базофиліей, онѣ принимаютъ болѣе или менѣе круглую форму и пріобрѣтаютъ сходство съ хрящевыми клѣтками. Мѣстами только отличіе капсулъ заставляетъ говорить о хондроидной ткани, а не о хрящѣ. Клейдающія волокна, пронизывающія подобнаго рода участки хондроидной ткани, мало воспріимчивы къ кислымъ краскамъ, будучи какъ бы пропитаны хондроидной

тканью. Подобнаго же рода хондроидную ткань можно видѣть и въ эндокардіальныхъ узелкахъ заслонки.

Хондроидная пластинка не представляетъ собою сплошного образованія, прерываясь толстыми пучками коллагенныхъ волоконъ, образующихъ мостики, которые связываютъ обѣ эндокардіальныхъ пластинки. Базофилія не во всей толщѣ пластинки проявляется въ одинаковой степени. Въ поверхностныхъ областяхъ пластинки она мѣстами такъ постепенно слабѣетъ, что трудно указать границу пластинки и эндокардіальнаго покрова, какъ въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ къ хондроидной пластинкѣ прилегаетъ скопленіе хондроидной ткани эндокарда.

Въ основаніи заслонки, прикрѣпляющемся къ фибрознымъ кольцамъ, хондроидная ткань заслонки проникаетъ въ ткань послѣднихъ, гдѣ она залегаетъ въ видѣ тонкихъ прослоекъ между пучками коллагенныхъ волоконъ означенныхъ колецъ.

По моимъ, приведеннымъ выше, наблюденіямъ, тонкое строеніе атріовентрикулярныхъ заслонокъ можно характеризовать слѣдующимъ образомъ.

Подъ эндотеліемъ той поверхности заслонки, которая обращена въ преддверіе, помѣщается lamina propria эндокарда, соприкасающаяся въ области около свободнаго края заслонки непосредственно съ эндотеліемъ. Въ верхней половинѣ заслонки она отдѣлена отъ эндотелія особымъ подэндотеліальнымъ слоемъ. Послѣдній состоитъ изъ хондроидной ткани, которая мѣстами соединяется съ такою же тканью хондроидной средней пластинки. Lamina propria заключаетъ въ себѣ густую сѣть эластическихъ волоконъ, придающихъ ей послѣ окраски гематоксилиномъ и пикрофуксиномъ желтый оттѣнокъ. Узелки и подушки около свободнаго края заслонки являются, вѣроятно, производными подэндотеліальнаго слоя.

Далѣе слѣдуетъ хондроидная пластинка, существенныя черты строенія которой указаны мною выше. Остается добавить, что толщина пластинки весьма измѣнчива.

Внѣшній видъ эндокарда той поверхности заслонки, которая обращена въ полость желудочка, въ высшей степени разнообразенъ, такъ какъ онъ находится подъ влія-

ніемъ распространяющихся въ ней волоконъ chordae tendineae. Въ тѣхъ мѣстахъ эндокарда, которыя помѣщаются уже внѣ области распредѣленія означенныхъ волоконъ, замѣчается такое же строеніе, какъ у другого слоя эндокарда, но эластическихъ волоконъ здѣсь меньше. Подэндотеліальный слой и здѣсь состоитъ изъ хондроидной ткани.

Вмѣстѣ съ тѣмъ слѣдуетъ отмѣтить, что не вездѣ границы слоевъ выражены достаточно ясно, не говоря уже о томъ, что толщина всѣхъ слоевъ не отличается постоянствомъ. Подобно тому, какъ пучки коллагенныхъ волоконъ переходятъ изъ одного слоя въ другой, скопленія хондроидной ткани часто маскируютъ границы слоевъ. Въ области перекреста волоконъ chordae tendineae, на вентрикулярной поверхности заслонки, всего менѣе ясны границы слоевъ, такъ какъ здѣсь хондроидная ткань, наполняющая упомянутые выше узелки, можетъ занимать всѣ три слоя. Имѣются, кромѣ того, отдѣлы хондроидной пластинки, гдѣ хондроидная ткань послѣдней вытѣснена идущими параллельно прикрѣпленному краю заслонки группами коллагенныхъ волоконъ. Впрочемъ такихъ мѣстъ немного, и они нисколько не умаляютъ значенія хондроидной ткани, какъ характернѣйшаго элемента хондроидной пластинки.

Никакихъ существенныхъ различій въ строеніи valvula mitralis и tricuspidalis я не замѣтилъ. Точно также нѣтъ большихъ различій между ихъ строеніемъ у молодыхъ и старыхъ людей. Въ одномъ лишь случаѣ у старика была особенно хорошо выражена базофилія хондроидной ткани, что слѣдуетъ приписать какимъ-либо индивидуальнымъ свойствамъ или патологическому измѣненію.

Хондроидная ткань имѣется, по моимъ наблюденіямъ, еще въ полулунныхъ заслонкахъ аорты и легочной артеріи. Она и здѣсь занимаетъ мѣсто въ томъ слоѣ заслонки, который носитъ названіе средняго слоя.

Всего яснѣе хондроидный характеръ этого слоя выраженъ въ прикрѣпленномъ основаніи заслонки и въ области Аранціева узелка (рис. 2). Favaro (5) въ своемъ трудѣ настаиваетъ на двуслойности полулунныхъ засло-

нокъ. Я, въ согласіи съ другими авторами и вопреки утвержденію Favaro, различаю три слоя.

Наружный слой, обращенный къ стѣнкѣ аорты, покрытъ крупными поперечными складками, мало сглаживающимися даже въ томъ случаѣ, если растянуть заслонку передъ фиксаціей вложеннымъ въ карманъ ея комочкомъ ваты. Этотъ слой отличается толщиной, равной толщинѣ обоихъ прочихъ слоевъ, и образуется толстыми коллагенными пучками очень плотнаго строенія. Они съ трудомъ прокрашиваются фуксиномъ въ тотъ срокъ, который необходимъ для дифференцировки хондроидной ткани при окраскѣ гематоксилиномъ и пикрофуксиномъ, сохраняя на препаратахъ желтоватый оттѣнокъ. Въ глубокомъ слоѣ волокнистой массы пучки ея разрыхляются, и мѣстами между ними появляется уже хондроидная ткань со слабой базофиліей. Въ Аранціевомъ узелкѣ хондроидная ткань также появляется въ поверхностныхъ его слояхъ, мѣстами даже непосредственно подъ эндотеліемъ. Эластическія волокна разсѣяны въ наружномъ слоѣ полулунной заслонки въ умѣренномъ количествѣ.

Хондроидная пластинка полулунной заслонки ограничена на поперечномъ разрѣзѣ послѣдней контуромъ, который соотвѣтствуетъ очертаніямъ самой заслонки. Наружная сторона пластинки снабжена поперечными ребрами, входящими въ валики наружнаго слоя, внутренняя поверхность остается гладкою. Въ хондроидной пластинкѣ среди хондроидной ткани, тянутся ясно ацидофильныя, коллагенныя волокна, пучки которыхъ расщепляютъ ткань на отдѣльныя прослойки. Въ прикрѣпленномъ основаніи заслонки имѣется значительное скопленіе хондроидной ткани, которая на поперечномъ разрѣзѣ заслонки образуетъ широкій корень послѣдней, продолжающійся до образованія, извѣстнаго подъ именемъ аортальнаго кольца (Aortenring). Наибольшимъ постоянствомъ и размѣрами отличается хондроидный корень на верхнихъ концахъ линіи прикрѣпленія заслонки, т. е. въ областяхъ межзаслончатыхъ узелковъ [noduli intervalvulares (Ohl); 5]. Въ самихъ узелкахъ заключаются значительныя скопленія хондроидной ткани, большею частью въ формѣ прослоекъ между пучками коллагенныхъ волоконъ.

Въ среднемъ участкѣ и въ луночкахъ полулунной заслонки хондроидная пластинка редуцируется или совсѣмъ исчезаетъ, а вмѣстѣ съ ней, разумѣется, вообще исчезаетъ средній слой. Въ Аранціевомъ же узелкѣ и ниже его хондроидная ткань достигаетъ значительной дифференцировки, образуя соотвѣтствующее формѣ узелка чечевицеобразное утолщеніе средняго слоя. Она отличается здѣсь весьма сильной базофиліей, плотностью строенія и мѣстами приближается по своему виду къ хрящу. Коллагенныя волокна, пронизывающія хондроидную ткань въ Аранціевомъ узелкѣ, слабо окрашиваются фуксиномъ, вслѣдствіе чего все утолщеніе средняго узелка обладаетъ, обыкновенно, почти однообразной окраской.

Гладкій внутренній слой, обращенный къ оси аорты, содержитъ въ себѣ многочисленныя эластическія волокна, по распредѣленію которыхъ Mönkeberg (15) предложилъ раздѣлить внутренній слой на три вторичныхъ слоя, отличающіеся также направленіемъ заложенныхъ въ нихъ коллагенныхъ волоконъ. Я не вижу необходимости въ такомъ подраздѣленіи, такъ какъ направленіе коллагенныхъ волоконъ далеко непостоянно въ указываемыхъ авторомъ вторичныхъ слояхъ. Я нахожу, кромѣ того, прослойки хондроидной ткани на различной глубинѣ слоя, особенно въ Аранціевомъ узелкѣ. Все это даетъ впечатлѣніе слоя, какъ цѣлаго образованія, не распадающагося на вторичные слои.

Сравнивая наблюдаемое мною строеніе полулунныхъ заслонокъ съ таковымъ атріовентрикулярныхъ заслонокъ, я нахожу его принципіально одинаковымъ. Наружный и внутренній слои первыхъ соотвѣтствуютъ, повидимому, lamina propria вторыхъ. Но въ полулунныхъ заслонкахъ рѣдко бываетъ хондроидный подэндотеліальный слой, въ противоположность чему въ нихъ яснѣе дифференцированъ средній слой—хондроидная пластинка. По относительной толщинѣ, хондроидная пластинка полулунной заслонки меньше, чѣмъ таковая атріовентрикулярной. Вслѣдствіе отсутствія вліянія chordae tendineae, наружный и внутренній слои полулунной заслонки обладаютъ болѣе постояннымъ строеніемъ, чѣмъ lamina propria эндокарда атріовентрикулярныхъ заслонокъ, и, въ частности, внутренній слой

первой имѣетъ болѣе сходства съ типичнымъ эндокардомъ, чѣмъ эндокардіальный покровъ второй.

Наконецъ, очаги хондроидной ткани лежатъ, по моимъ наблюденіямъ, въ фиброзныхъ треугольникахъ (trigona fibrosa) сердца, гдѣ они составляются изъ отдѣльныхъ прослоекъ (рис. 3). Хондроидная ткань и здѣсь оказывается существенною составною частью треугольниковъ. Ея скопленія не имѣютъ вида округленныхъ очаговъ, какъ въ атріовентрикулярныхъ заслонкахъ, а принимаютъ видъ треугольныхъ (на поперечномъ разрѣзѣ) образованій, состоящихъ изъ отдѣльныхъ прослоекъ, раздѣленныхъ узкими пучками коллагенныхъ волоконъ. Эластическихъ волоконъ въ такихъ хондроидныхъ очагахъ мало. Такимъ образомъ, и въ фиброзныхъ треугольникахъ хондроидная ткань составляетъ существенный ихъ структурный элементъ.

Во всѣхъ указанныхъ областяхъ хондроидная ткань, при ея детальномъ анализѣ, отличается одинаковыми свойствами, упомянутыми мною во введеніи. Достаточно окрасить фиксированный спиртомъ съ формалиномъ матеріалъ по способу Unna—Björling, чтобы получить густѣйшую сѣть основныхъ нитей хондроидной ткани въ слабо окрашенномъ основномъ веществѣ. Прослойки хондроидной ткани, располагающіяся между пучками коллагенныхъ волоконъ, пріобрѣтаютъ при этомъ полное сходство съ тѣми мукоидными прослойками, которыя изобразилъ Björling въ стѣнкѣ артерій. Клѣтки, сопровождающія узкія прослойки хондроидной ткани, ничѣмъ не отличаются отъ фибробластовъ сосѣднихъ областей.

Обращаетъ на себя вниманіе то обстоятельство, что хондроидная ткань въ сердцѣ занимаетъ такіе его пункты, которые наиболѣе подвержены опасности разрыва. Сюда относятся атріовентрикулярныя и полулунныя заслонки и фиброзные треугольники.

Вѣроятно, хондроидная ткань обладаетъ значительной растяжимостью и, замѣняя собою хрящъ и кость, сообщаетъ сердечному скелету человѣка требуемую способность сопротивленія механическимъ воздѣйствіямъ. Въ сердцѣ трудно опредѣлить механическія свойства хондроидной ткани, прикрытой всюду плотными слоями колла-

генныхъ волоконъ. Въ венозныхъ пространствахъ осязательныхъ волосъ хондроидная ткань болѣе доступна для непосредственнаго механическаго воздѣйствія на нее и тамъ я имѣлъ возможность убѣдиться въ ея слабой эластичности, сжимаемости и пластичности. Она мягче, пластичнѣе хряща и, какъ нельзя лучше, подходитъ для тонкой механики сердца. Образуя прослойки между пучками волоконъ сухожильнаго характера, хондроидная ткань обусловливаетъ большую свободу перемѣщеній послѣднихъ, ослабляя ихъ взаимное треніе. Вмѣстѣ съ тѣмъ, заполняя тканевыя щели, хондроидная ткань сообщаетъ заслонкамъ свойство прорезиненной матеріи, устраняя опасность продавливанія частицъ кровяной жидкости сквозь межклѣтныя и тканевыя щели заслонокъ. Слѣдуетъ напомнить, что въ разныхъ стадіяхъ развитія заслонки появляются въ видѣ подушекъ, наполненныхъ хондроидною тканью (F a v a r o, 5). По моимъ наблюденіямъ, послѣдняя отличается еще слабой базофиліей, но въ общемъ имѣетъ уже строеніе хондроидной ткани взрослаго. Очевидно, выгодныя въ механическомъ отношеніи особенности хондроидной ткани, ради которыхъ она, съ самаго начала появленія заслонокъ, развивается, какъ ихъ наиболѣе характерная составная часть, сохраняются и оказываются необходимыми въ тонкой механикѣ сердечной дѣятельности взрослаго человѣка. Сравнительно анатомическія данныя указываютъ, что очень легко возможны переходы отъ хондроидной ткани къ хрящевымъ и костнымъ образованіямъ, появляющимся въ связи съ особыми требованіями, которыя предъявляетъ организмъ къ механизму сердца. Пластичность, вязкость и сжимаемость являются, вѣроятно, главными свойствами хондроидной ткани, которыя обусловливаютъ участіе ея въ построеніи сердечнаго скелета и стѣнокъ артеріальныхъ сосудовъ. Повидимому, появленіе означенной ткани нельзя связывать съ быстротою тока крови, а только съ ея давленіемъ, такъ какъ она имѣется въ стѣнкахъ венозныхъ синусовъ осязательныхъ волосъ, гдѣ токъ крови замедляется, а между тѣмъ, стѣнки синусовъ должны испытывать, при посредствѣ крови, давленіе отъ корня волоса при его соприкосновеніи съ предметами.

Литературныя указанія.

Несмотря на большое количество имѣющихся изслѣдованій гистологическаго строенія атріовентрикулярныхъ и полулунныхъ заслонокъ, нельзя не признать справедливости замѣчанія Veraguth (36) о томъ, что въ учебникахъ данныя объ этомъ предметѣ весьма скудны. Обыкновенно атріовентрикулярныя заслонки описываются, по примѣру Stör, въ его учебникѣ гистологіи, и Tandler, въ его новѣйшемъ трудѣ по анатоміи сердца (31), какъ листки, отходящіе отъ фиброзныхъ колецъ сердца. Въ болѣе толстыхъ мѣстахъ листковъ можно различить средній соединительнотканный слой, заключающій въ себѣ многочисленныя эластическія сѣти. Кромѣ того, въ образованіи средняго слоя участвуютъ продолженія chordae tendineae. Средній слой снабженъ эндокардіальнымъ покровомъ. Полулунныя заслонки имѣютъ, по даннымъ Ebner (10), подобное же устройство и, сверхъ того, онѣ тоньше атріовентрикулярныхъ заслонокъ.

Такія слишкомъ общія описанія строенія заслонокъ въ ходячихъ учебникахъ остаются, несмотря на многочисленныя спеціальныя научныя изслѣдованія не только со стороны анатомовъ и гистологовъ, но и патолого-анатомовъ (Beitzke, Königer, Veraguth, Mönckeberg и др.). Именно, указанное отношеніе авторовъ учебниковъ къ даннымъ спеціальныхъ изслѣдованій дало Veraguth (35) поводъ составить подробное описаніе нормальнаго анатомо-гистологическаго строенія заслонокъ, которое могло бы помочь болѣе увѣреннымъ образомъ судить о патологическихъ картинахъ послѣднихъ.

Veraguth различаетъ въ листкѣ атріовентрикулярной заслонки не менѣе пяти слоевъ. На сторонѣ, обращенной къ полости предсердія, лежитъ узкій богатый клѣтками слой соединительной ткани, лежащій непосредственно подъ эндотеліемъ. Слѣдующій слой отличается большимъ количествомъ межклѣтнаго вещества и малочисленными клѣтками. Третій, средній слой состоитъ изъ пучковъ параллельныхъ волоконъ и утолщается въ тѣхъ

мѣстахъ, гдѣ въ него проникаетъ осевой тяжъ изъ прикрѣпляющихся къ заслонкѣ chordae tendineae. На окрашенныхъ гематоксилиномъ препаратахъ средній слой, по замѣчанію автора, обращаетъ на себя вниманіе своей густой голубой окраской, хотя онъ не особенно богатъ ядрами. Veraguth считаетъ этотъ слой непосредственнымъ продолженіемъ chordae tendineae. Оба послѣднихъ слоя (4-й и 5-й) соотвѣтствуютъ въ обратномъ порядкѣ первому и второму слоямъ. Переходъ отъ одного слоя къ другому въ нормальной атріовентрикулярной заслонкѣ совершается постепенно, и у молодыхъ индивидуумовъ границы слоевъ неясны. Картины поперечныхъ разрѣзовъ заслонки въ ея различныхъ мѣстахъ различны. Въ центральной области заслонки на короткихъ разстояніяхъ исчезаетъ средній слой, который достигаетъ наибольшей толщины въ той области, гдѣ въ него вступаютъ осевые тяжи chordae tendineae. Средній слой утолщается еще въ области прикрѣпленнаго края заслонки.

Среди клѣтокъ соединительнотканныхъ слоевъ можно, по мнѣнію Veraguth, различать два вида.

У клѣтокъ одного вида имѣется темно окрашивающееся, продолговатое ядро, между тѣмъ какъ у клѣтокъ другого вида ядра остаются свѣтлыми и широкими.

Я привожу подробно описаніе Veraguth съ намѣреніемъ указать, что этотъ авторъ правильно отмѣтилъ базофилію основного вещества хондроидной пластинки, но не опредѣлилъ ближе ея значенія. Вслѣдствіе этого онъ не имѣлъ правильнаго руководящаго взгляда на структуру и распредѣленіе слоевъ и характеризовалъ ихъ, по преимуществу, количествомъ клѣтокъ. Детали дифференцировки хондроидной пластинки авторъ описалъ весьма точно, какъ, напримѣръ, утолщеніе ея на перекрестахъ волоконъ, идущихъ въ заслонку изъ chordae tendineae.

По работѣ Seipp (27), который изслѣдовалъ спеціально эластическія волокна заслонки, основу распредѣленія слоевъ можно искать въ распредѣленіи эластическихъ волоконъ. Tandler (31) далъ въ послѣднее время новое описаніе гистологическаго строенія заслонокъ, принимая во вниманіе данныя означенныхъ авторовъ и соб-

ственныя наблюденія. Хондроидная ткань, по описанію Tandler, въ среднемъ слоѣ состоитъ изъ бѣдной ядрами фибриллярной соединительной ткани, которая окрашивается въ сплошной голубой цвѣтъ отъ гематоксилина и въ ярко красный отъ пикрофуксина.

Tandler обратилъ особенное вниманіе на строеніе эндокардіальнаго покрова заслонокъ, но базофильныя прослойки хондроидной ткани въ подэндотеліальномъ слоѣ имъ не были замѣчены. Между тѣмъ, онъ проводитъ понятіе о составѣ эндокардіальнаго покрова изъ трехъ вторичныхъ слоевъ: подэндотеліальнаго слоя, lamina propria и подэндокардіальнаго слоя. Я уже указалъ выше, что всѣ стремленія подраздѣлить эндокардіальный покровъ на вторичные слои имѣютъ значеніе лишь для нѣкоторыхъ мѣстъ заслонокъ, въ общемъ же такое подраздѣленіе является искусственнымъ, а подэндотеліальный и подэндокардіальный слои нужно считать мѣстными видоизмѣненіями lamina propria.

Утвержденія Favaro (5), что въ заслонкахъ имѣются два слоя, могутъ насъ интересовать лишь постольку, поскольку авторъ намѣренъ развить это положеніе, выставленное имъ на основаніи знакомства съ сердцами животныхъ, во второй части своего труда, посвященной сердцу человѣка. Имѣются основанія думать, что авторъ склоняется къ мысли признать въ заслонкахъ сердца человѣка также всего лишь два слоя—паріетальный и осевой, по его терминологіи. Такъ, у обезьяны *(Macacus sinicus)* авторъ нашелъ именно указанное строеніе атріовентрикулярныхъ заслонокъ, при чемъ глубокая часть осевого слоя образуется гематоксилинофильной тканью.

Въ полулунныхъ заслонкахъ Veraguth (36) описалъ строеніе ихъ изъ пяти словъ; средній, гематоксилинофильный слой часто отсутствуетъ. Въ послѣднемъ случаѣ, сосѣдніе со среднимъ слои сливаются въ одинъ, и получается, вмѣсто пяти или четырехслойнаго, всего лишь трехслойное строеніе заслонки. При этомъ средній слой обращаетъ на себя вниманіе своею бѣдностью клѣтками и обиліемъ межклѣтнаго вещества. Если же сохраняется пятислойное строеніе заслонки, то средній слой типичнымъ

образомъ принимаетъ при окраскѣ гематоксилинъ-эозиномъ темноголубой оттѣнокъ.

Послѣдующіе авторы не нашли нужнымъ считаться съ приведенными вполнѣ опредѣленными утвержденіями Veraguth. Mönckeberg (15), въ своемъ весьма детальномъ описаніи полулунныхъ заслонокъ, совершенно не упоминаетъ о базофиліи средняго слоя, посвящая почти все вниманіе распредѣленію эластическихъ волоконъ.

Онъ подчеркиваетъ то обстоятельство, что слои эластическихъ волоконъ въ заслонкѣ своимъ несимметричнымъ расположеніемъ нарушаютъ отмѣченное Veraguth симметричное послойное строеніе заслонки. Эластическія волокна залегаютъ, преимущественно, во внутренней пластинкѣ заслонки, предоставляя поводъ раздѣлить пластинку на три вторичныхъ слоя. Внутренняя эндокардіальная пластинка заслонки является, по взгляду автора, эластической оболочкой заслонки.

Соединительную ткань средняго слоя заслонки авторъ сравниваетъ съ межмышечною соединительной тканью (Perimysiumgewebe). Въ ней мало эластическихъ волоконъ. Обращенный къ стѣнкѣ аорты, наружный слой заслонки возникаетъ отъ средней оболочки аорты, являясь ея продолженіемъ, и превращается въ главную составную часть заслонки. По даннымъ Mönckeberg, въ немъ нѣтъ эластическихъ волоконъ. Послѣдній авторъ не могъ, конечно, не отмѣтить значительныхъ несогласій, имѣющихся между его выводами и данными Veraguth. Для объясненія такихъ несогласій, Mönckeberg предполагаетъ, что на препаратахъ Veraguth, вслѣдствіе неуказанныхъ послѣднимъ, но, очевидно, неподходящихъ фиксацій, внутренніе слои, въ силу искусственныхъ измѣненій, слились другъ съ другомъ и дали кажущійся самостоятельнымъ слой съ большимъ количествомъ межклѣтнаго вещества и съ рѣдкими клѣтками. На основаніи моихъ наблюденій, я считаю, что скорѣе правъ былъ Veraguth, и примѣненные имъ способы фиксаціи, сохраняя хондроидную ткань, были лучше, чѣмъ примѣненные Mönckeberg.

Работа Torrigiani (32) посвящена такъ же, какъ и предыдущая, изслѣдованію эластической ткани полулун-

ныхъ заслонокъ. Средній слой авторъ находитъ лишь въ заслонкахъ аорты, а въ легочной артеріи заслонки двуслойны, хотя можно и въ нихъ замѣтить слѣды средняго слоя. Ткань средняго слоя авторъ называетъ рыхлою соединительною тканью.

Tandler (31) въ сводкѣ данныхъ о строеніи полулунныхъ заслонокъ примыкаетъ къ указаніямъ Mönckeberg и Torrigiani, совершенно не упоминая о базофиліи средняго слоя. Послѣдній, по его описанію, состоитъ частью изъ поперечныхъ, частью изъ продольныхъ (по отношенію къ поперечному разрѣзу заслонки) коллагенныхъ волоконъ съ большимъ количествомъ коротко-овальныхъ ядеръ. Въ Аранціевомъ узелкѣ средній слой пріобрѣтаетъ рыхлое строеніе, утолщается и становится богатымъ клѣтками, между тѣмъ какъ другіе слои заслонки не испытываютъ здѣсь никакихъ измѣненій.

Просмотрѣвъ много вышедшихъ послѣ работы Mönckeberg учебниковъ, новыхъ или въ новомъ изданіи, я убѣдился, что ни его данныя, ни таковыя Veraguth не оказали замѣтнаго вліянія на способъ изображенія структуры полулунныхъ заслонокъ. Лишь Favaro въ своей монографіи о сердцѣ животныхъ вернулся къ понятію гематоксилинофильной ткани заслонокъ, какъ объ особомъ видѣ соединительной ткани, но, вмѣстѣ съ тѣмъ, онъ утверждаетъ, что и въ полулунныхъ клапанахъ можно различать лишь два слоя—паріетальный и осевой. Гематоксилинофильная ткань принадлежитъ осевому слою, хотя у небольшихъ животныхъ и паріетальный слой обнаруживаетъ извѣстное сродство къ гематоксилину.

Не свободны отъ взаимныхъ противорѣчій и описанія гистологической структуры въ области фиброзныхъ треугольниковъ, на что обратилъ вниманіе въ послѣднее время Tandler (31). Parchappe (16) и Joseph (8) нашли здѣсь волокнисто-хрящевую ткань, а Luschka (13) описалъ даже хрящевыя клѣтки, что было подтверждено впослѣдствіи Poirier. Favaro (5) нашелъ въ треугольникахъ гематоксилинофильную ткань типа везикулёзной опорной ткани Schaffer; Retterer и Leliévre (19) открыли здѣсь присутствіе особой ткани, которой они

дали сложное названіе tissu vésiculo-fibro-élastique. Tandler указываетъ еще значительное сродство ткани фиброзныхъ треугольниковъ къ гематоксилину и пузырчатый видъ ея клѣтокъ. Я прихожу къ убѣжденію, что всѣ означенныя противорѣчія отпадаютъ сами собой при указываемомъ мною пониманіи гематоксилинофильной ткани, какъ хондроидной ткани.

Относительно числа слоевъ въ заслонкахъ слѣдуетъ остановиться на данныхъ Favaro, признающаго лишь два слоя—паріетальный и осевой. Главнымъ основаніемъ такого мнѣнія служитъ для Favaro фактъ, что въ извѣстныхъ стадіяхъ развитія ему удалось замѣтить рѣзкую разницу между обоими слоями—осевымъ, гематоксилинофильнымъ, и паріетальнымъ, не гематоксилинофильнымъ.

По моему мнѣнію, необходимо обратить вниманіе на то, что оба слоя возникаютъ, въ сущности, изъ одной и той же одинаково базофильной основы первичной эндокардіальной подушки, дающей начало будущимъ заслонкамъ. Двуслойность эмбріональныхъ заслонокъ, насколько я могъ прослѣдить на эмбріональныхъ человѣческихъ сердцахъ, оказывается преходящимъ явленіемъ. У взрослаго человѣка средняя, хондроидная пластинка заслонки представляетъ, по моимъ наблюденіямъ, вполнѣ опредѣленный анатомическій элементъ, который не даетъ права причислить его къ осевому или паріетальному слоямъ заслонки. Я думаю, вслѣдствіе этого, что въ заслонкахъ слѣдуетъ различать не менѣе трехъ слоевъ. Однако, происхожденіе поверхностныхъ слоевъ заслонокъ, особенно въ атріовентрикулярномъ ихъ комплексѣ, отъ общей базофильной основы (въ зародышевой жизни) въ достаточной степени сказывается въ появленіи базофильныхъ прослоекъ въ эндокардіальномъ покровѣ заслонокъ.

Заключеніе.

Въ своемъ сообщеніи о базофильной ткани въ стѣнкахъ венозныхъ пространствъ осязательныхъ волосъ у млекопитающихъ (33) я могъ лишь бѣглымъ образомъ затронуть вопросъ объ отношеніи отмѣченной ткани къ

другимъ, лучше извѣстнымъ разновидностямъ соединительной ткани. Я наблюдалъ тогда базофильную ткань въ одномъ, слишкомъ спеціальномъ, случаѣ и не предвидѣлъ еще необходимости разсмотрѣть намѣченный вопросъ съ общихъ точекъ зрѣнія. Въ настоящее время можно уже предполагать широкое распространеніе базофильной ткани въ организмѣ позвоночныхъ. Вслѣдствіе этого, въ настоящей статьѣ, для правильнаго направленія послѣдующихъ наблюденій надъ хондроидною тканью, и слѣдуетъ подробнѣе остановиться на ея гистологической характеристикѣ.

Хотя базофильная соединительная ткань уже давно извѣстна, понятіе о ней еще далеко нельзя считать общепризнаннымъ. Тѣмъ не менѣе это понятіе необходимо, и безъ него изслѣдованіе различныхъ соединительнотканныхъ образованій будетъ направляться на ложный путь. Здѣсь можно уже привести одинъ примѣръ.

Почти одновременно съ моимъ сообщеніемъ о базофильной ткани осязательныхъ волосъ появилось изслѣдованіе Schaffer (25), касающееся нѣкоторыхъ видовъ везикулёзной соединительной ткани, понятіе о которой разработано въ послѣднее время этимъ авторомъ. Онъ включилъ въ кругъ своихъ наблюденій ткань серповидной подушки (Ringwulst) осязательныхъ волосъ. Руководясь указаніемъ Renaut объ имѣющихся въ этомъ образованіи пузырчатыхъ клѣткахъ, авторъ изслѣдовалъ подробнѣе ткань подушки и причислилъ ее къ атипичнымъ формамъ везикулёзной ткани. Однако, уже слѣдя за изложеніемъ этого вопроса у Schaffer, легко убѣдиться, что причисленіе базофильной ткани подушки къ везикулёзной ткани весьма искусственно.

Въ описаніи строенія подушки Schaffer замѣчаетъ, что она состоитъ изъ густого скопленія круглыхъ ядеръ и сильно блестящихъ волоконъ. Вокругъ ядеръ не замѣтно никакого слѣда ограниченной протоплазмы, вслѣдствіе чего авторъ думаетъ, что ядра и волокна лежатъ въ синцитіи. Волокна ограничиваютъ узкія свѣтлыя пространства, окружающія непосредственно ядра; вѣроятно, эти пространства соотвѣтствуютъ клѣточнымъ территоріямъ. Во-

локна, на препаратахъ, обработанныхъ осміевой кислотой, не производятъ впечатлѣнія коллагенныхъ, хотя они разбухаютъ въ уксусной кислотѣ. „Въ общемъ“, говоритъ авторъ, „на первый взглядъ возникаетъ картина, напоминающая до нѣкоторой степени пузырчатыя клѣтки въ сесамовидномъ хрящѣ Ахиллова сухожилія лягушки“.

Вмѣстѣ съ тѣмъ авторъ даетъ еще описаніе сильно базофильной хондроидной ткани, которая имѣется въ студенистомъ тѣлѣ, лежащемъ въ венозномъ пространствѣ осязательнаго волоса у крысы. Она, по словамъ автора, имѣетъ видъ „слизистой“ ткани.

По моимъ изслѣдованіямъ, строеніе серповидной подушки получаетъ вполнѣ естественное объясненіе. Осміева кислота, по моему мнѣнію, вовсе не подходитъ для изученія хондроидной ткани. Она вызываетъ вакуолизацію и раствореніе основного вещества базофильной ткани, вслѣдствіе чего и получаются вокругъ ядеръ и сморщенныхъ клѣтокъ свѣтлыя поля. Schaffer не обратилъ вниманія на различное дѣйствіе осміевой кислоты и алкоголя на базофильную ткань, хотя онъ базофилію студенистаго тѣла въ нижней части корня волоса могъ наблюдать только на матеріалѣ, фиксированномъ алкоголемъ (или сулемой).

Я въ серповидной подушкѣ волоса бурой крысы (33) нашелъ, дѣйствительно, значительную редукцію базофильнаго основного вещества, по сравненію съ имѣющимися въ немъ волокнами, которыя, по ихъ отношенію къ реактивамъ и краскамъ, я считаю несомнѣнно клейдающими. Во всякомъ случаѣ синцитія здѣсь нѣтъ, а имѣются лишь круглыя клѣтки, замкнутыя въ базофильномъ веществѣ. Гораздо лучше можно это видѣть въ серповидной подушкѣ осязательнаго волоса кошки, гдѣ и базофилія хондроидной ткани подушки выражена яснѣе, чѣмъ у крысы. Клѣтки подушки у кошки имѣютъ, въ отличіе отъ крысы, веретеновидную форму, но ядра ихъ круглыя. Границы клѣтокъ и хондроидной ткани въ подушкѣ не отчетливо видны потому, что протоплазма клѣтокъ базофильна. Въ еще болѣе базофильной ткани внутренней стѣнки венознаго синуса осязательнаго волоса кошки границы клѣтокъ замѣтны уже значительно лучше. Провѣряя эти наблюденія

въ настоящее время на осязательныхъ волосахъ бѣлой мыши, я нахожу у нея, дѣйствительно, значительное вытѣсненіе хондроиднаго вещества волокнами и ослабленіе его базофиліи. Тѣмъ не менѣе и у этого животнаго ткань серповидной подушки подходитъ подъ понятіе хондроидной ткани.

Не только въ отмѣченномъ спеціальномъ случаѣ оказывается полезнымъ понятіе хондроидной ткани, объясняя природу образованій, которыя въ противномъ случаѣ приходится считать атипичными, но оно необходимо и для полноты характеристики соединительной ткани. Я уже указывалъ ранѣе (33), что понятіе хондроидной ткани находится въ согласіи съ представленіями о соединительной ткани, предложенными Korff, въ противоположность выработанной Waldeyer номенклатурѣ соединительнотканныхъ составныхъ элементовъ.

Дѣло въ томъ, что Korff (12) не считаетъ возможнымъ принять ученіе Waldeyer о соединительнотканномъ основномъ веществѣ въ широкомъ смыслѣ этого слова. Для обозначенія основного вещества эмбріональной ткани необходимъ терминъ, отличный отъ служащаго для обозначенія межклѣтнаго вещества вполнѣ дифференцированной соединительной ткани.

Въ противномъ случаѣ былъ бы намекъ на гомологію такихъ образованій, которой въ дѣйствительности не существуетъ. Я могу еще къ замѣчаніямъ Korff присоединить, что Schaffer (23) также неодобрительно отнесся къ стремленію Waldeyer вычеркнуть изъ гистологической номенклатуры названіе „склеивающаго“ вещества, (Kittsubstanz) соединительной ткани. Онъ замѣчаетъ, что основное вещество соединительнотканныхъ образованій можетъ содержать въ себѣ основныя нити. Необходимо особое названіе для вещества, маскирующаго собою нити и представляющаго собою безформенное, однородное вещество. Именно это однородное вещество, въ отличіе отъ основныхъ нитей, слѣдуетъ называть склеивающимъ веществомъ. Оно можетъ обнаруживать важное значеніе въ отдѣльныхъ разновидностяхъ соединительной ткани, какъ, напримѣръ, въ кости, гдѣ оно, пріобрѣтая базофилію, скопляетъ въ

себѣ кальціевы соли, и въ хрящѣ, гдѣ также имѣется его базофилія и гдѣ также могутъ появляться скопленія кальціевыхъ солей.

Многія примѣняемыя въ техникѣ мацерирующія вещества для соединительной ткани—баритовая вода, марганцовокислый кали, 10% растворъ поваренной соли—имѣютъ цѣлью растворить склеивающее вещество. Korff, въ своихъ возраженіяхъ Waldeyer, приводитъ подобные же мотивы, останавливаться на которыхъ нѣтъ необходимости въ виду того, что я уже приводилъ ихъ въ связь съ моими наблюденіями надъ хондроидной тканью осязательныхъ волосъ.

По моему убѣжденію, приведенныя возраженія Schaffer и Korff вовсе не являются споромъ о словахъ, такъ какъ безъ понятія о „склеивающемъ“, или, лучше сказать, связующемъ, веществѣ очень трудно вообще обосновать родство хряща и кости съ типичною соединительною тканью, если оставить въ сторонѣ ихъ общее мезодермальное происхожденіе.

Тѣмъ болѣе важно это понятіе для опредѣленія связи хондроидной ткани съ другими разновидностями соединительной ткани. До настоящаго времени едва ли кто предполагалъ, что означенному связующему веществу можетъ принадлежать самостоятельная роль. А между тѣмъ въ хондроидной ткани пріобрѣтеніе базофиліи дѣлаетъ связующее вещество характернымъ элементомъ этой ткани.

Сущность основного, или связующаго, вещества обычно представляютъ себѣ по свойствамъ его въ хрящѣ. Поэтому прежде всего слѣдуетъ сравнить хондроидную ткань съ хрящемъ. Для этой цѣли достаточно сослаться на непревзойденныя до сего дня въ техническомъ отношенія изслѣдованія Hansen (7). При этомъ я, признавая доводы Schaffer въ пользу сохраненія термина для названія связующаго вещества, думаю, что можно еще пользоваться терминомъ „основное“ вещество, если условиться понимать подъ этимъ терминомъ лишь однородное вещество, маскирующее основныя нити и отличное отъ послѣднихъ.

При описаніи же эмбріональной соединительной ткани слѣдуетъ говорить и объ эмбріональномъ основномъ веществѣ.

По изслѣдованіямъ Hansen (7), основное вещество гіалиноваго хряща состоитъ преимущественно изъ коллагенныхъ волоконъ, которыя включены въ смѣсь различныхъ бѣлковыхъ веществъ, заключающую въ себѣ хондроитиновосѣрную кислоту. Хондромукоидныя вещества, въ видѣ которыхъ здѣсь присутствуетъ означенная кислота, могутъ болѣе или менѣе маскировать коллагенныя волокна, но если осторожно удалить кислоту, то хрящъ утрачиваетъ базофилію. Если окрасить такой хрящъ по соотвѣтствующему способу, то основныя волокна хряща окрашиваются всѣ, какъ коллагенныя волокна, и даже остатокъ однороднаго „склеивающаго“ вещества принимаетъ такую же окраску, какъ волокна. Послѣднія окрашиваются всетаки интенсивнѣе однороднаго основного вещества, и ихъ легко обнаружить на препаратѣ.

Приводимые мною результаты изслѣдованій Hansen до мелочей соотвѣтствуютъ наблюдаемымъ мною особенностямъ хондроидной ткани. Примѣнявшіяся Hansen мацерирующія вещества оказываются пригодными и для мацераціи хондроидной ткани. По еще болѣе раннимъ изслѣдованіямъ означеннаго автора, основное вещество хряща разрушается уже при дѣйствіи 1% хромовой, 5% муравьиной кислотъ и при перевариваніи посредствомъ трипсина. Тѣ же самые реактивы въ моихъ опытахъ разрушали основное вещество, оставляя лишь его волокна. Разумѣется, при этомъ утрачивалась характерная для хондроидной ткани базофилія. Извѣстно, что свободная хондроитиновосѣрная кислота хорошо осаждается алкоголемъ, и съ этимъ явленіемъ можно связать то обстоятельство, что крѣпкій (не слабѣе 70%) алкоголь, по моимъ наблюденіямъ, является лучшимъ фиксирующимъ средствомъ хондроидной ткани (лучшимъ, по крайней мѣрѣ, по отношенію къ формалину и сулемѣ). Hansen замѣтилъ, что въ тѣхъ участкахъ хряща, гдѣ количество основного вещества преобладаетъ, по сравненію съ заключенными въ немъ волокнами, содержаніе хондроитиново-

сѣрной кислоты оказывается повышеннымъ, и базофилія хряща выступаетъ особенно рѣзко. Въ обратномъ случаѣ основное вещество, маскирующее основныя волокна, обнаруживаетъ ослабленную базофилію. Я нашелъ, что въ прослойкахъ хондроидной ткани въ стѣнкахъ аорты и легочной артеріи, а также и въ самой сердечной стѣнкѣ, гдѣ встрѣчаются тонкія прослойки хондроидной ткани, окраска основными красками никогда не достигаетъ интенсивности ея, замѣчаемой въ болѣе значительныхъ скопленіяхъ ткани въ атріовентрикулярныхъ заслонкахъ и въ основаніи полулунныхъ заслонокъ. Окраска по Unna обнаруживаетъ, что въ послѣднихъ мѣстахъ имѣется мало основныхъ волоконъ. Иногда здѣсь базофильная окраска конкурируетъ съ ея интенсивностью въ гіалиновомъ хрящѣ.

Еще другой рядъ свойствъ, напоминающихъ основное вещество хряща, замѣченъ мною въ хондроидной ткани. Hansen имѣлъ возможность, пользуясь спеціально имъ разработанной методикой, доказать, что въ маскированныхъ основныхъ волокнахъ хряща можно установить различную степень связи вещества волоконъ съ хондроитиновосѣрной кислотой или содержащими ее хондромукоидами. Въ однихъ случаяхъ предполагаемая авторомъ коллагенная природа основныхъ волоконъ совершенно оттѣснена на задній планъ, и въ то же время хондромукоиды могутъ содержаться въ нихъ въ такой формѣ, что окраска ткани основными красками не даетъ положительныхъ результатовъ. Необходимо дѣйствіе слабыхъ мацерирующихъ веществъ, которыя бы могли въ первые моменты своего дѣйствія освободить хондромукоиды и вызвать вслѣдствіе этого явную базофилію. Подобное же явленіе замѣчаю я въ хондроидной ткани. Слабая уксусная кислота въ началѣ ея дѣйствія на эту ткань обусловливаетъ усиленіе базофиліи, и, послѣ кратковременной обработки указанной кислотой, въ сердечныхъ заслонкахъ еще не успѣвшая раствориться, уцѣлѣвшая среди разбухшихъ коллагенныхъ пучковъ хондроидная ткань обнаруживаетъ еще болѣе сильное сродство къ основнымъ краскамъ, чѣмъ въ нормальномъ ея состояніи, т. е. послѣ фиксаціи алкоголемъ. Пробы съ фиксаціей формалиномъ различной

степени чистоты его отъ муравьиной кислоты привели меня къ убѣжденію, что замѣчаемая иногда вакуолизація хондроидной ткани послѣ спирта съ формалиномъ должна быть отнесена на счетъ кислотности примѣненнаго формалина; вмѣстѣ съ тѣмъ на такихъ препаратахъ базофилія ткани сохраняется безукоризненнымъ образомъ, что опять таки слѣдуетъ поставить въ связь съ вліяніемъ слѣдовъ кислоты въ формалинѣ. На основаніи этого ряда опытовъ, произведенныхъ надъ сердцемъ кошки, я и фиксировалъ человѣческія сердца прежде всего въ формалинѣ или въ спиртѣ съ формалиномъ.

Въ виду полнаго соотвѣтствія въ отношеніяхъ хондроидной ткани сердца и основного вещества хряща къ реактивамъ различнаго характера, я не вижу препятствій къ распространенію воззрѣній Hansen относительно природы базофиліи хряща и на хондроидную ткань. Базофилія и прочія свойства послѣдней могутъ быть объяснены присутствіемъ въ ней хондромукоидовъ, освобождающихъ при обработкѣ спиртомъ, формалиномъ и сулемой хондроитиновосѣрную кислоту. Такимъ предположеніемъ я имѣю въ виду указать путь для будущихъ, особенно анатомо-патологическихъ, изслѣдованій сердца и стѣнокъ сосудовъ, обѣщающій значительные успѣхи.

Хотя базофильное основное вещество является достаточно изолированнымъ отъ коллагенныхъ и эластическихъ волоконъ, проходящихъ въ его скопленіяхъ, я считаю цѣлесообразнымъ называть хондроидною тканью всю совокупность указанныхъ тканевыхъ элементовъ. Опредѣляя въ предыдущемъ изложеніи хондроидную ткань, я, конечно, имѣлъ въ виду лишь ея базофильное вещество, но, говоря объ хондроидной ткани, какъ анатомической составной части заслонки, слѣдуетъ имѣть въ виду всѣ механическія особенности этой ткани, которыя лишь отчасти зависятъ отъ базофильнаго основного вещества, и опредѣляются еще присутствіемъ пучковъ коллагенныхъ, а иногда и эластическихъ волоконъ. Данное хондроидной ткани Retterer названіе vésiculo-fibro-élastique было бы совершенно правильнымъ, если бы была правильна первая часть названія. Совмѣстное нахожденіе

эластическихъ и коллагенныхъ волоконъ въ хондроидной ткани лучше всего опредѣляетъ разницу въ механическомъ отношеніи между этой тканью и хрящемъ. Въ послѣднемъ мы никогда не встрѣчаемъ одновременно коллагенныхъ и эластическихъ волоконъ. Присоединяя сюда отсутствіе капсулъ у клѣтокъ хондроидной ткани и раствореніе ея основного (связующаго) вещества въ кислотахъ, мы исчерпаемъ всѣ различія между означенными тканями.

Основныя нити хряща Hansen считаетъ коллагенными, чего нельзя сказать о таковыхъ хондроидной ткани. Однако, читая внимательно статью Hansen (7), я убѣдился, что авторъ называетъ основныя нити хряща коллагенными исключительно въ силу ихъ способности, послѣ освобожденія отъ хондромукоидовъ, окрашиваться кислыми красками. Повидимому, авторъ самъ чувствовалъ нѣкоторую необоснованность своихъ взглядовъ и оговорился, что есть различнаго рода коллагенныя волокна и не всѣ они непремѣнно являются клейдающими. Изслѣдованія Björling и мои говорятъ въ пользу особенной природы основныхъ волоконъ, отличной отъ таковой коллагенныхъ. Даже при окраскѣ фуксиномъ они отличаются отъ послѣднихъ тономъ окраски. Вслѣдствіе этого я считаю вопросъ о природѣ основныхъ волоконъ открытымъ и не думаю, чтобы взгляды Hansen на этотъ счетъ нарушали принципіальное сходство хряща и хондроидной ткани. Расположеніе основныхъ нитей въ хондроидной ткани нѣсколько отличается отъ расположенія хрящевыхъ основныхъ нитей, но это не имѣетъ значенія въ виду обнаруженнаго Загоровскимъ [1]) значительнаго разнообразія расположенія ихъ въ хондроидной ткани сердца у различныхъ животныхъ.

Не маскированныя ацидофильныя волокна хондроидной ткани не слѣдуетъ смѣшивать съ таковыми въ хрящѣ. Въ первомъ случаѣ они, по моимъ наблюденіямъ, являются совершенно неизмѣненными обычными коллагенными волокнами, обыкновенно идущими пучками и сопровождаемыми типичными фибробластами. Они принимаютъ

[1]) См. подстр. примѣчаніе на стр. 274.

часто при окраскѣ по Van Gieson еще болѣе яркій красный цвѣтъ, чѣмъ плотно расположенные пучки волоконъ въ окружающей ткани. Немаскированныя же волокна въ хрящѣ, судя по даннымъ Hansen, нужно считать спеціальными элементами хряща.

Свойства хондроидной ткани не разъ уже давали поводъ причислять ее къ хрящамъ, и вопросъ—не слѣдуетъ ли ее, вмѣсто видоизмѣненной волокнистой ткани, считать атипичною формою хряща—остается открытымъ. Для правильной оцѣнки такого предположенія необходимо обратить вниманіе на тѣ многочисленныя варіаціи хондроидной ткани, въ которыхъ она проявляется въ сердечныхъ заслонкахъ различныхъ позвоночныхъ. Факты, описанные Загоровскимъ, даютъ достаточный матеріалъ въ этомъ отношеніи.

Загоровскому удалось установить, что во всѣхъ случаяхъ, гдѣ изслѣдователи указывали гематоксилинофильную (Favaro), везикулёзную (Greil) или подобные необычные виды тканей, входящихъ въ составъ сердечныхъ заслонокъ, имѣется, въ сущности, хондроидная ткань. Уже одно это обстоятельство говоритъ въ пользу самостоятельнаго значенія послѣдней, но возможность появленія на ея основѣ хряща и кости въ сердечной стѣнкѣ заставляетъ характеризовать ее съ еще болѣе широкой точки зрѣнія.

Ученіе Schaffer о везикулёзной ткани, къ которой имъ и его послѣдователями были отнесены и нѣкоторыя хондроидныя образованія, является заслуживающимъ вниманія уже въ виду того, что его автору удалось такимъ путемъ спасти отъ забвенія нѣкоторые виды соединительной ткани, на которые до него не обращали вниманія, смѣшивая ихъ съ типичною волокнистою тканью или съ хрящемъ. Однако, я уже указалъ выше, что Schaffer соединилъ въ группу везикулёзныхъ тканей весьма разнородные элементы. Послѣдствія этого можно видѣть уже въ превосходной въ остальныхъ отношеніяхъ работѣ Greil (6), который безъ всякихъ оговорокъ причислилъ хондроидныя образованія сердца (пресмыкающихся) къ везикулёзной ткани. Онъ и Favaro называютъ везикулёзной ту хон-

дроидную ткань, которая отличается круглой формой клѣтокъ, не обращая вниманія на то, что Schaffer самъ выставилъ, какъ непремѣнный признакъ везикулёзной ткани, наличность пузырьчатыхъ клѣтокъ съ твердыми стѣнками. Не сама форма, а именно твердость стѣнки обусловливаетъ, по его мнѣнію (24), механическій характеръ этой ткани.

Favaro (5) различаетъ два вида хондроидной ткани въ сердцѣ—парателіальную ткань съ веретенчатыми клѣтками и собственно везикулёзную ткань. Послѣдняя представляетъ лишь видоизмѣненіе первой и можетъ встрѣчаться вмѣстѣ съ нею.

Я не считаю обязательнымъ различать такія мѣстныя видоизмѣненія хондроидной ткани сердца, какъ отдѣльныя ея формы. У нѣкоторыхъ животныхъ, какъ, напримѣръ, у лягушки, круглыя и веретенчатыя клѣтки разсѣяны одинаковымъ образомъ въ хондроидной ткани луковицы аорты.

Въ общемъ, въ сердцѣ человѣка при значительной плотности основного вещества хондроидной ткани преобладаютъ въ ней круглыя клѣтки.

Загоровскій у пресмыкающихся имѣлъ возможность окрасить по Unna—Björling основныя нити ткани заслонокъ такъ же хорошо, какъ и у другихъ животныхъ, а между тѣмъ эта ткань у пресмыкающихся чаще всего отличается круглою формой клѣтокъ и по внѣшнему виду часто напоминаетъ настоящую везикулёзную ткань. Очевидно, что форма клѣтокъ имѣетъ подчиненное значеніе и сама по себѣ не можетъ служить поводомъ причислять хондроидную ткань сердца къ типу везикулёзной.

Было бы ошибкой причислять хондроидную ткань, если не къ хрящу, то къ предхрящевой ткани (Vorknorpelgewebe), къ чему склоненъ былъ Studnička (29, 30). Правда, сердечные хрящи предобразуются хондроидной тканью (Favaro, 5), но еще нѣтъ точныхъ указаній на способъ дифференцировки здѣсь хряща. Онъ появляется, быть можетъ, видоизмѣненіемъ хондроидной ткани, а можетъ быть, и самостоятельнымъ путемъ. Изслѣдуя сердечный хрящъ у ежа, я убѣдился, что онъ большею стой-

костью противъ кислотъ и присутствіемъ типичныхъ капсулъ ясно отличается отъ хондроидной ткани. Однако, у пресмыкающихся послѣдняя иногда очень похожа на хрящъ, и даже намѣчаются капсулы клѣтокъ. Тѣмъ не менѣе присутствіе эластическихъ и коллагенныхъ волоконъ въ хондроидной ткани служитъ главнымъ препятствіемъ къ признанію тождества ея съ предхрящевой тканью.

Всего ближе къ хондроидной ткани стоитъ, по моему мнѣнію, слизистый хрящъ пескоройки, относительно котораго имѣются подробныя данныя у Kaensche (9), Bujor (3), Schneider (26), Schaffer (21, 22) и Studnička (28). Появляясь на нѣкоторыхъ мѣстахъ головы пескоройки, онъ въ періодъ метаморфоза послѣдней замѣщается хрящемъ. Насколько я могъ, путемъ непосредственнаго изслѣдованія, познакомиться съ этимъ хрящемъ на матеріалѣ, послужившемъ мнѣ для изслѣдованія органовъ чувствъ пескоройки (35), сходство слизистаго хряща съ хондроидной тканью стоитъ внѣ сомнѣнія. Слизистый хрящъ заключаетъ въ себѣ также базофильное связующее вещество, маскирующее основныя нити. Оно теряетъ базофилію при тѣхъ же условіяхъ, что и хондроидная ткань. Клѣтки слизистаго хряща веретенообразной или лучистой формы. Кромѣ клѣтокъ и основного вещества, въ слизистомъ хрящѣ имѣются еще коллагенныя волокна, которыя, равно какъ и клѣточные отростки, тянутся въ перпендикулярномъ положеніи къ перихондрію. Окраска по способу Björling даетъ въ слизистомъ хрящѣ такія же картины, что и въ хондроидной ткани луковицы аорты того же животнаго. Хотя, по взглядамъ указанныхъ выше авторовъ, во время метаморфоза изъ слизистаго хряща возникаетъ настоящій гіалиновый хрящъ головного скелета, детальное изслѣдованіе этого процесса почти отсутствуетъ, и только Studnička (28) утверждаетъ опредѣленнымъ образомъ, что въ данномъ случаѣ происходитъ прямая метаплазія слизистаго хряща. Въ ея результатѣ получается хрящъ или предхрящевая ткань. На основаніи своихъ наблюденій, Studnička склоняется къ взгляду, что слизистый хрящъ является разновидностью настоящаго хряща. „Если понятіе хряща подразумѣваетъ извѣстную его химическую кон-

ституцію и обусловленную ею значительную плотность основного вещества и хрящевыхъ капсулъ, то мы должны естественнымъ образомъ слизистый хрящъ пескоройки причислить къ хрящамъ“ (28).

По моимъ наблюденіямъ, слизистый хрящъ не имѣетъ капсулъ, и его основное вещество легко растворяется въ слабыхъ кислотахъ. Вслѣдствіе этого я считаю слизистый хрящъ принадлежащимъ скорѣе къ хондроидной ткани. Точно также я не замѣтилъ въ періодъ метаморфоза прямой метаплязіи слизистаго хряща.

У взрослой рѣчной миноги я нахожу типичную хондроидную ткань въ роговицѣ паріетальнаго глаза (34) и въ подушкѣ органовъ боковой линіи (35). Эти образованія имѣютъ много общаго со слизистымъ хрящемъ пескоройки, но представляютъ собою ткань въ окончательной стадіи дифференцировки и не подвергаются никакой дальнѣйшей модификаціи.

Присутствіе хондроидной ткани въ кожномъ покровѣ миноги даетъ еще доказательство, что подобная ткань и въ сердцѣ вовсе не связана своимъ происхожденіемъ съ эндотеліемъ эмбріональнаго сердца, какъ увѣряетъ Favaro (5). Гораздо вѣроятнѣе, по моему мнѣнію, основывающемуся на изученіи стадій развитія сердца у эмбріоновъ свиньи, происхожденіе хондроидной ткани заслонокъ и сердечнаго скелета изъ обычной эмбріональной соединительной ткани, основное вещество которой обогащается хондромукоидами.

Такое же происхожденіе имѣется у хондроидной ткани въ стѣнкѣ артерій, на что уже указалъ Björling. Достаточно, по его словамъ, окрасить по его способу разрѣзы пупочныхъ артерій различнаго возраста, чтобы убѣдиться, что эмбріональная соединительная ткань превращается непосредственно въ хондроидную.

Первичная остеогенная ткань въ Гаверсовыхъ каналахъ такъ же, какъ ткань глубокихъ слоевъ эмбріональнаго зубного сосочка, относятся, по моимъ наблюденіямъ, къ хондроидной ткани. Я не сомнѣваюсь, что при дальнѣйшихъ изслѣдованіяхъ хондроидная ткань будетъ открыта еще во многихъ органахъ.

Волокнистую соединительную ткань, хондроидную ткань и хрящъ нужно считать естественной группой тканей, въ которой имѣются одинаковые элементы въ различныхъ комбинаціяхъ. Если въ хондроидной ткани главная роль принадлежитъ (въ характеристикѣ ткани) хондроидному основному веществу, то, по нѣкоторымъ наблюденіямъ, въ волокнистой ткани можно встрѣтить однѣ основныя нити, безъ склеивающаго ихъ вещества. Такъ, Renaut (18) описалъ ихъ подъ видомъ тончайшей сѣточки (la tramule), оплетающей пучки клейдающихъ волоконъ, а Mallory (14) и Coca (4)—подъ названіемъ нитей міогліи и фиброгліи.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XV.

Всѣ рисунки исполнены по препаратамъ сердца 30-лѣтняго самоубійцы, окрашеннымъ гематоксилиномъ Бёмера и пикро-фуксиномъ. Фиксація — спиртъ и формалинъ.

Рис. 1. Продольный разрѣзъ атріовентрикулярной заслонки лѣвой половины сердца. *a* — осевой тяжъ chorda tendinea, *ev*—эндокардъ стороны заслонки, обращенной въ желудочекъ; *eh* — эндокардъ стороны заслонки, обращенной въ полость предсердія; *ch*—chordae tendineae въ поперечномъ и въ продольномъ разрѣзѣ; *pm*—хондроидная пластинка заслонки. Увелич. въ 25 разъ.

Рис. 2. Радіальный разрѣзъ черезъ кольцо аорты и полулунную заслонку аорты. a—наружный слой (эндокардъ) заслонки; i—внутренній слой (эндокардъ) ея; pm—хондроидная пластинка заслонки; s — стѣнка sinus Valsalvae; n — nodulus Arantii. Увелич. въ 25 разъ.

Рис. 3. Продольный (вертикальный) разрѣзъ черезъ trigonum fibrosum dextrum (фиброзный треугольникъ); e—эндокардъ желудочка; ch—хондроидная ткань; z—поперечно разрѣзанный волокнистый тяжъ, идущій къ пучку His. Увелич. въ 65 разъ.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Beitzke, H. Über die sogenannten weissen Flecken am grossen Mitralsegel. Virchows Archiv. Bd. 163. 1903.

2. Björling, E. Über mukoides Bindegewebe. Virchows Archiv, Bd. 205. 1911.

3. Bujor. Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branch. en Petromyzon Planeri. Rev. biol. du Nord de la France. 1891.

4. Coca, A. Die Bedeutung der Fibroglia-Fibrillen. Virchows Archiv. Bd. 186.

5. Favaro, G. Ricerche embryologiche ed anatomiche intorno al cuore dei Vertebrati con particolare riguardo all'endocardio ed alle formazioni endocardiache. Parte prima. Padova. Drucker. 1913.

6. Greil, A. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. I. Reptilien. Morph. Jahrbuch. Bd. 31. 1903.

7. Hansen F. C. C., Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte, I Abth. Bd. 27. 1905.

8. Joseph. Über die Ringe und Klappen des menschlichen Herzens. Virchows Archiv. Bd. 14. 1858.

9. Kaensche, C., Beiträge zur Kentnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneiders Zool. Beitr. Bresslau. 1890.

10. Kölliker—Ebner. Handbuch der Gewebelehre.

11. Königer. Histologische Untersuchungen über Endocarditis. Arb. aus d. Pathol. Inst. Leipzig. 1903.

12a. v. Korff, K. Zur Histologie und Histogenese des Bindegewebes, besonders des Knochen und Dentingrundsubstanz. Ergebn. d. Anatomie. Bd. 17, 1907, 1909.

12b. — Über die Histogenese und Structur der Knorpelgrundsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84. 1914.

13. Luschka, H. Die Struktur der halbmondförmigen Klappen des Herzens. Arch. f. phys. Heilkunde. 1856.

14. Mallory, F. B., A hitherto undescribed fibrillar substance produced by connective-tissue cells. Journ. med. Research. Bd. 10. 1903.

15. Mönkeberg, J. G. Der normale histologische Bau und die Sklerose der Aortenklappen. Virchows Archiv. Bd. 176. 1904.

16. Parchappe. Du cœur. Paris. 1848.

17. Renaut. La substance fondamentale continue du tissu conjonctif lâche. Com. r. hebdom. de la S. Biol. T. LV. 1903, № 37.

18. — Sur la tramule du tissu conjonctif. Archiv. d'Anatom. microsc. T. VI. 1903.

19. Retterer, E., et Lelièvre, A. Histogenèse du skelette cardiaque. C. R. de l'Association anatom. 1912.

20. Ruppricht, W. Über Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 75. 1910.

21. Schaffer, J. Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

22. — Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.

23. — Grundsubstanz, Interzellularsubstanz und Kittsubstanz. An. Anz. Bd. XIX. 1901.

24. Schaffer, J. Über das vesikulöse Stützgewebe. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.

25. — Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Kittsubstanz. Theil III. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97. 1911.

26. Schneider. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin. 1879.

27. Seipp, L. Das elastische Gewebe des Herzens. Anatom. Hefte. Bd. 6, 1896.

28. Studnička, F. Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 48. 1897.

29. — Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel, Vorknorpel und Chordagewebe. Anat. Hefte. Bd. 21. 1903.

30. — Das Gewebe der Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten Stützgewebe. Anatom. Anz. Bd. 38. 1911.

31. Tandler, J. Anatomie des Herzens. 1913.

32. Torrigiani, C. A. Studio sullo sviluppo e sulla struttura dei seni del Valsalva e delle valvole semilunari nel cuore umano. Arch. Ital. Anat. Embr. Vol. 9.

33. Tretjakoff, D. Das Gallertgewebe der Sinushaare. Anat. Anz. Bd. 37. 1910.

34. – Die Parietalorgane bei Petromyzon fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd CXIII. 1914.

35. Третьяковъ, Д. Органы чувствъ рѣчной миноги. Записки Имп. Новороссійскаго Университета. 1916 .

36. Veraguth, O. Untersuchungen über normale und entzündete Herzklappen. Arch. f. path. Anat. Bd. 139. 1895.

37. Vialleton, Z. Etude sur le coeur des Lamprois. Arch. d'Anat. microsc. T. VI. 1903.

Измѣнчивость и наслѣдственность черепа у млекопитающихъ.

Ю. А. Филипченко,

Приватъ-доцента Петроградскаго Университета.

[Изъ Физіологическаго Отдѣленія Лабораторіи Ветеринарнаго Управленія].

Табл. XVI и XVII.

Общеизвѣстно то чрезвычайно важное значеніе, которое имѣетъ для систематики млекопитающихъ ихъ черепъ. Краніологическіе признаки выдвигаются обычно на первый планъ при характеристикѣ не только такихъ болѣе крупныхъ систематическихъ единицъ, какъ отряды, семейства и пр., но нерѣдко и для діагноза отдѣльныхъ видовъ. Въ этомъ отношеніи выраженіе Гензеля (8, стр. 2): „черепъ—это все животное!“ („Der Schädel ist das Tier!“)—отнюдь не является особенно большимъ преувеличеніемъ, какимъ оно можетъ показаться сначала.

Однако еще большее значеніе строеніе черепа пріобрѣтаетъ тамъ, гдѣ въ предѣлахъ одного вида имѣется значительное количество различныхъ расъ или породъ, какъ это имѣетъ мѣсто, прежде всего, у человѣка и у домашнихъ животныхъ. Краніологія и зародилась въ концѣ 18 вѣка, какъ дисциплина, изучавшая строеніе череповъ у различныхъ человѣческихъ расъ, при чемъ долгое время она оставалась по преимуществу антропологической. Что касается до породъ нашихъ домашнихъ животныхъ, то краніологическіе методы изученія были примѣнены къ нимъ впервые въ 60 годахъ прошлаго столѣтія Натузіусомъ и Рютимейеромъ, и съ тѣхъ поръ краніологія

играетъ и здѣсь чрезвычайно важную роль. Достаточно указать, что всѣ теоріи происхожденія любого изъ нашихъ домашнихъ животныхъ основываются прежде всего на черепѣ, на его сходствѣ у однихъ породъ съ черепомъ одного дикаго вида, у другихъ съ черепомъ другого и т. д. Установленіе Натузіусомъ (19) факта происхожденія нашихъ домашнихъ свиней отъ двухъ дикихъ видовъ или общеизвѣстная группировка породъ крупнаго рогатаго скота, предложенная Рютимейеромъ (27, 28), были бы, конечно, невозможны, если бы эти изслѣдователи не основывались, главнымъ образомъ, на краніологическихъ данныхъ.

Такимъ образомъ, какъ для антрополога, такъ и для зоолога или зоотехника, изучающаго исторію нашихъ домашнихъ животныхъ, необходимо, прежде всего, знакомство со строеніемъ черепа у цѣлаго рода формъ. Однако этого еще мало: въ виду постоянныхъ скрещиваній и между различными человѣческими расами и между породами домашнихъ животныхъ и даже родственными послѣднимъ дикими видами, необходимо еще знать, *какъ передаются различныя особенности строенія черепа по наслѣдству*. Въ самомъ дѣлѣ, вѣдь если мы на основаніи краніологическихъ данныхъ предполагаемъ или утверждаемъ, что въ образованіи данной человѣческой расы участвовали такіе то и такіе то типы, если мы производимъ одну породу даннаго домашняго животнаго отъ одного вида, а другую отъ двухъ или даже трехъ смѣшавшихся дикихъ видовъ (какъ это допускается, напримѣръ, для собакъ), то мы вступаемъ при этомъ именно на тотъ путь, гдѣ необходимо знакомство съ вопросомъ о наслѣдственной передачѣ различныхъ особенностей строенія черепа.

До сравнительно недавняго времени этотъ вопросъ не возбуждалъ ни у кого особенныхъ сомнѣній. Казалось совершенно естественнымъ, что если передъ нами двѣ различныхъ формы А и В, то продуктъ ихъ смѣшенія, по всѣмъ своимъ особенностямъ, въ томъ числѣ и краніологическимъ, долженъ быть среднимъ или промежуточнымъ между ними.

Примѣровъ подобнаго рода, когда молчаливо допускаютъ, что при скрещиваніи имѣетъ мѣсто простое смѣшеніе всѣхъ краніологическихъ особенностей, можно было бы привести очень много, но нечего и говорить, что подобное допущеніе ровно ни на чемъ не основано. Въ настоящее время наше знакомство съ областью явленій наслѣдственности слишкомъ ушло впередъ, чтобы мы могли и дальше игнорировать этотъ вопросъ, и для выясненія передачи краніологическихъ особенностей по наслѣдству необходимо спеціальное изслѣдованіе.

Первой попыткой въ этомъ направленіи является небольшая замѣтка о наслѣдованіи размѣровъ скелета въ работѣ Кэстля и его сотрудниковъ о наслѣдственности у кроликовъ (3). Попутно съ изученіемъ вопросовъ о передачѣ по наслѣдству длины ушей, вѣса тѣла и окраски Кэстль изслѣдовалъ у кроликовъ, какъ наслѣдуется величина черепа, и пришелъ къ заключенію, что здѣсь, какъ и относительно длины ушей, имѣетъ мѣсто промежуточная наслѣдственность.

Выводъ Кэстля о существованіи послѣдней подвергся, какъ извѣстно, энергичной критикѣ со стороны Ланга (13) и другихъ изслѣдователей.

При этомъ было указано, что впечатлѣніе промежуточной наслѣдственности получается зачастую въ тѣхъ случаяхъ, когда та или иная особенность вызывается не однимъ, а нѣсколькими, какъ говорятъ, однозначными или множественными факторами, и что на самомъ дѣлѣ наслѣдованіе совершается по менделевскимъ законамъ. Въ настоящее время эта мысль доказана для цѣлаго ряда случаевъ, въ которыхъ дѣло идетъ о наслѣдственной передачѣ размѣровъ, вѣса и т. п.. Ученикъ Кэстля Мэкъ Довелль (16, 17) переизслѣдовалъ по его предложенію вопросъ о наслѣдованіи размѣровъ черепа у кроликовъ и приходитъ къ заключенію, что наличность и въ этомъ случаѣ множественныхъ факторовъ очень вѣроятна. Въ одной изъ своихъ послѣднихъ работъ Кэстль (4) не отрицаетъ теперь уже этой возможности, хотя имѣетъ для подобнаго рода явленій свое собственное объясненіе.

Однако и Кэстля и Мэкъ Довелля интересовалъ, главнымъ образомъ, вопросъ о наслѣдованіи величины, почему оба они производили на черепѣ очень небольшое число измѣреній. Между тѣмъ, съ точки зрѣнія краніологіи, интересно наслѣдованіе не столько величины черепа — признака, сравнительно мало характернаго, сколько его другихъ болѣе важныхъ и специфическихъ для каждаго даннаго случая особенностей. Этой стороны вопроса Кэстль и Мэкъ Довелль совершенно не касались, почему вопросъ о передачѣ краніологическихъ особенностей по наслѣдству остается открытымъ и послѣ выхода ихъ работъ.

Вопросъ этотъ чрезвычайно интересенъ, но онъ отнюдь не принадлежитъ къ числу особенно легкихъ для рѣшенія.

Въ послѣднемъ лично мнѣ пришлось убѣдиться при изслѣдованіи череповъ нѣкоторыхъ видовыхъ гибридовъ (помѣси между бизономъ, зубромъ и коровой и между лошадью и зеброй). Результаты послѣдняго опубликованы въ отдѣльной статьѣ (25) и, хотя въ данномъ случаѣ различія между исходными формами были очень велики, но на сравнительно маломъ числѣ череповъ подобныхъ гибридовъ мнѣ не удалось разрѣшить интересующаго насъ вопроса.

Въ виду важности послѣдняго мною были поставлены для этого въ Физіологическомъ Отдѣленіи Лабораторіи Ветеринарнаго Управленія спеціальные опыты, въ качествѣ объекта для которыхъ я остановился на кроликахъ: черепъ послѣднихъ достаточно великъ, и въ то же время при разведеніи его породъ мы не встрѣчаемся съ тѣми трудностями, какъ при разведеніи болѣе крупныхъ животныхъ.

Однако до выясненія вопроса о передачѣ краніологическихъ особенностей по наслѣдству мнѣ предстояло разрѣшить еще одну задачу—именно выяснить, каковы эти отличія въ черепѣ между породами кроликовъ (и другихъ домашнихъ животныхъ), такъ какъ въ литературѣ я не нашелъ вполнѣ яснаго отвѣта на этотъ вопросъ. Въ связи съ этимъ мнѣ пришлось остановиться и на краніологическихъ особенностяхъ близкихъ другъ къ другу видовъ,

т. е. изученію вопроса о наслѣдственности черепа предпослать изслѣдованіе измѣнчивости его.

Такимъ образомъ, настоящее изслѣдованіе распадается на двѣ самостоятельныхъ части. Первая посвящена вопросу о краніологическихъ особенностяхъ близкихъ другъ къ другу видовъ и породъ одного вида, т. е. касается измѣнчивости черепа. Вторая часть разсматриваетъ вопросъ, какъ передаются эти краніологическія особенности по наслѣдству, т. е. имѣетъ дѣло съ наслѣдственностью черепа.

I.

Краніологическія различія между близкими видами и между породами домашнихъ животныхъ.

Первою задачею настоящаго изслѣдованія является выясненіе вопроса о томъ, какими краніологическими особенностями отличаются другъ отъ друга породы нашего домашняго кролика. Въ литературѣ нѣтъ спеціальнаго изслѣдованія по этому вопросу, если не считать тѣхъ нѣсколькихъ страницъ, которыя посвящены остеологическимъ признакамъ кролика въ книгѣ Дарвина о приручennыхъ животныхъ и воздѣлываемыхъ растеніяхъ (6, стр. 76—84), при чемъ эти данныя въ свое время подверглись рѣзкой критикѣ со стороны Г. Натузіуса (21, стр. 9—17).

Впрочемъ, слѣдуетъ вообще отмѣтить, что вопросъ о наличности краніологическихъ отличій между расами домашнихъ животныхъ отнюдь не можетъ считаться окончательно рѣшеннымъ. Большинство, правда, склоняется къ тому, что подобныя различія имѣются, во всякомъ случаѣ должны быть; но рядомъ съ этимъ взглядомъ существуетъ и другой, согласно которому породы одного и того же вида лишены специфическихъ различій въ черепѣ. Послѣднее воззрѣніе высказывалось уже не разъ и притомъ иногда выдающимися изслѣдователями.

Впервые эта точка зрѣнія была высказана еще Кювье (5, Т. I, стр. 203—205), но особенно энергично отстаивалъ ее въ свое время одинъ изъ лучшихъ зна-

токовъ нашихъ домашнихъ животныхъ Г. Натузіусъ. Еще въ своемъ классическомъ трудѣ о свиномъ черепѣ (19) онъ отмѣчаетъ, что та или иная форма черепа зависитъ отъ питанія и другихъ условій, а не относится къ расовымъ признакамъ и что такъ называемыя расы свиней отнюдь не характеризуются извѣстной формой черепа.

Позже въ своей книгѣ о лепоридахъ (21), говоря о взглядахъ Сансона, допускавшаго, что у каждой расы домашнихъ животныхъ есть свой вполнѣ опредѣленный и постоянный типъ черепа, Натузіусъ прибавляетъ: „я же, напротивъ, пришелъ къ убѣжденію, что по отношенію къ нашимъ изслѣдованнымъ до сихъ поръ расамъ домашнихъ животныхъ подобной неизмѣнной типической разницы въ черепѣ не наблюдается“ (стр. 51).

Наконецъ, въ своемъ посмертномъ произведеніи „Schafzucht“ (22) тотъ же авторъ пишетъ: „40 лѣтъ тому назадъ, когда я впервые отпрепаровалъ и сравнилъ другъ съ другомъ скелеты мериноса, длинношерстой овцы и вересковой овцы, я принялъ различія между ними за расовыя особенности; однако послѣ многолѣтнихъ изслѣдованій я пришелъ къ убѣжденію, что различія формы, принятыя мною раньше за расовыя, не являются таковыми и имѣютъ другое значеніе“ (стр. 29), и далѣе: „различныя расы овецъ отнюдь не характеризуются постоянными и вполнѣ точными различіями въ черепѣ“ (стр. 81). Тотъ же взглядъ авторъ распространяетъ и на различныя породы собакъ.

Мы такъ подробно остановились на взглядахъ Г. Натузіуса не только потому, что эта точка зрѣнія выражена имъ особенно ясно и точно, но и въ силу того значенія, которое взгляды этого выдающагося изслѣдователя представляютъ и до сихъ поръ.

Конечно, эти взгляды не могли остаться одинокими и время отъ времени мы встрѣчаемся съ возвращеніями къ нимъ въ работахъ различныхъ авторовъ. Укажемъ въ видѣ примѣра на изслѣдованіе С. Натузіуса (23), также не нашедшаго различій въ черепахъ восточныхъ и западныхъ лошадей, или на работу Клатта о вліяніи общей величины тѣла на строеніе черепа (12). Послѣдній изслѣ-

довалъ въ этомъ отношеніи черепа собакъ и приходитъ къ заключенію, что, во-первыхъ, черепъ маленькой особи отнюдь не является миніатюрнымъ изданіемъ черепа большой (это, между прочимъ, давно уже было ясно формулировано Гензелемъ), и что большинство различій между черепами собакъ сводимо прежде всего на различія въ величинѣ самихъ особей.

Въ общемъ, взгляды этого рода не пользуются особеннымъ признаніемъ, хотя, насколько намъ извѣстно, никто не занялся до сихъ поръ ихъ опроверженіемъ и не показалъ, каковы въ дѣйствительности тѣ краніологическія различія между породами, существованіе которыхъ у большинства не вызываетъ особыхъ сомнѣній.

Для нашей главной цѣли—изученія передачи краніологическихъ особенностей по наслѣдству—вопросъ этотъ имѣетъ первостепенное значеніе, и мы должны остановиться прежде всего на немъ. Если краніологическихъ различій между породами домашнихъ животныхъ не существуетъ, тѣмъ самымъ отпадаетъ возможность постановки какихъ-либо опытовъ въ этомъ направленіи надъ ними и мы должны выбрать для нашего изслѣдованія какой-либо иной объектъ.

Однако мнѣ казалось чрезвычайно полезнымъ начать изученіе краніологическихъ различій не съ породъ какого-нибудь одного домашняго вида, а съ двухъ близкихъ другъ къ другу и способныхъ къ скрещиванію дикихъ видовъ. Дѣло въ томъ, что степень различія въ строеніи черепа далеко не одинакова у различныхъ видовъ и измѣняется въ зависимости отъ большей или меньшей близости послѣднихъ другъ къ другу. Если при этомъ сравниваются черепа довольно далекихъ другъ отъ друга формъ, которыхъ правильнѣе относить къ различнымъ родамъ или подродамъ, какъ заяцъ и кроликъ, волкъ и лисица, овца и коза, бизонъ и нашъ домашній быкъ и т. д., то ихъ отличія очень замѣтны и давно уже отмѣчены въ литературѣ. Иныя отношенія наблюдаются у видовъ, болѣе близкихъ другъ къ другу, иногда даже смѣшивающихся между собою, какъ хотя бы между видами зайцевъ, близкими видами рода *Canis*, бизономъ и зубромъ и пр. и пр.: систематики

постоянно отмѣчаютъ наличность очень большого сходства между черепами подобныхъ видовъ, доходящаго зачастую до невозможности указать между ними какія-либо абсолютныя различія.

Благодаря этому выясненіе краніологическихъ различій между двумя близкими другъ къ другу видами, казалось мнѣ, можетъ дать правильную путеводную нить и для установленія подобныхъ же различій между породами одного вида. Выборъ подобныхъ формъ опредѣлился выборомъ кролика для опытныхъ изслѣдованій: я остановился въ виду этого на двухъ нашихъ русскихъ видахъ зайцевъ—бѣлякѣ (*Lepus timidus* L.) и русакѣ (*Lepus europaeus aquilonius* Blas.).

Что касается до послѣдняго, то нѣкоторые систематики относятъ нашего русака къ виду *Lepus medius* Nilss., и въ частности Гильцгеймеръ (9) разбиваетъ этотъ видъ, какъ и оба другихъ, на цѣлый рядъ разновидностей. Однако мнѣ кажется болѣе убѣдительной позиція Огнева (24), разсматривающаго и нашего русскаго русака и *L. medius* Nilss., какъ слабо дифференцированые подвиды *L. europaeus typicus* Pall. Впрочемъ, для нашей цѣли этотъ споръ лишенъ какого бы то ни было значенія, потому что бѣлякъ и русакъ, какъ бы ихъ ни называть, все же несомнѣнно являются различными видами. Ихъ близость другъ къ другу видна наглядно изъ того, что между ними нерѣдко наблюдаются помѣси, быть можетъ, даже плодовитыя далѣе (15).

Относительно краніологическихъ особенностей зайцевъ, въ частности *L. timidus* L. и *L. europaeus* Pall., имѣется рядъ литературныхъ данныхъ, начиная съ изслѣдованій Миддендорфа (18) и Блазіуса (2) и кончая послѣдними работами Гильцгеймера (9) и Огнева (24). Однако я предпочелъ приступить къ работѣ вполнѣ самостоятельно и лишь по окончаніи ея сравнить собственные результаты съ результатами своихъ предшественниковъ, почему и здѣсь коснусь этихъ данныхъ нѣсколько дальше.

Прежде всего мнѣ предстояло выработать схему промѣровъ для череповъ зайцевъ, которая, конечно, въ дальнѣйшемъ могла быть использована и при измѣреніи

кроличьихъ череповъ, почему на этомъ мнѣ казалось необходимымъ остановиться болѣе подробно. Воспользоваться для этой цѣли просто одной изъ тѣхъ схемъ, которыя предлагались прежними изслѣдователями череповъ кролика и зайца, я не могъ, такъ какъ число практиковавшихся ими промѣровъ было обыкновенно слишкомъ мало. Такъ, Сансонъ (29) бралъ на черепѣ (промѣры на нижней челюсти я оставляю въ сторонѣ) всего 17 промѣровъ, Цюрнъ (33) — 12, Г. Натузіусъ (21) — 23, Гильцгеймеръ (9) — 16, Рёригъ (26) — 11, Огневъ (24)—11.

Мнѣ казалось, что ограничиваться малымъ числомъ измѣреній, произведенныхъ даже на большомъ числѣ череповъ, едва ли можно, такъ какъ въ этомъ случаѣ легко можетъ оказаться, что всѣ или большая часть выбранныхъ измѣреній нехарактерны и весь трудъ произведенъ даромъ. Гораздо надежнѣе является путь обратный: намѣтить возможно большее число промѣровъ, чтобы охватить ими строеніе всѣхъ отдѣловъ и костей черепа, но продѣлать эти измѣренія на меньшемъ числѣ череповъ, а затѣмъ произвести ту же работу надъ бо̀льшимъ числомъ череповъ, но уже лишь по отношенію къ тѣмъ промѣрамъ, которые оказались заслуживающими этого во время первой части подобной работы.

При выборѣ промѣровъ не слѣдуетъ забывать тѣхъ трехъ условій, которымъ долженъ удовлетворять каждый изъ нихъ, какъ это было формулировано давно уже Г. Натузіусомъ (21): „1) чтобы не вызывали никакого сомнѣнія конечные пункты измѣреній, точки установки циркуля; 2) чтобы эти промѣры имѣли діагностическое или вообще морфологическое значеніе; 3) чтобы получаемыя этимъ путемъ цифры были сравнимы, т. е. чтобы ихъ можно было бы выразить въ видѣ уравненій, ясно выражающихъ сходство или различіе“ (стр. 37).

Клаттъ въ своей цитированной выше работѣ (12) предлагаетъ замѣнить морфологическій методъ въ краніологіи физіологическимъ, при которомъ каждый промѣръ преслѣдуетъ установленіе извѣстнаго отношенія, важнаго съ чисто физіологической точки зрѣнія. Таковы его главные

промѣры: передняя и задняя ширина мозга, длина мозга, передняя и задняя высота мозга. За основной промѣръ вмѣсто базилярной длины онъ предлагаетъ принять длину мозга, опредѣляемую путемъ введенія твердой палочки черезъ затылочное отверстіе въ мозговую полость до рѣшетчатой кости. Нечего и говорить, что подобный промѣръ совершенно не удовлетворяетъ первому требованію Натузіуса и не можетъ претендовать на особую точность; тѣмъ болѣе странно принимать его за основной промѣръ. Столь же мало точны и другія измѣренія, относящіяся къ мозгу, изъ предлагаемыхъ Клаттомъ, почему намъ кажется гораздо предпочтительнѣе держаться прежнихъ „морфологическихъ“ измѣреній (какими по самому существу краніологіи они только и могутъ быть), а не тѣхъ, которыя предлагаетъ, исходя изъ своей „физіологической“ точки зрѣнія, Клаттъ.

Сравнимость промѣровъ другъ съ другомъ также является чрезвычайно важнымъ условіемъ, и не столько у зайцевъ, черепа которыхъ приблизительно одной величины, сколько у кроликовъ, гдѣ между ними наблюдаются замѣтныя различія въ величинѣ. Какъ учесть вліяніе послѣдней и сравнивать измѣренія, сдѣланныя на различныхъ по величинѣ черепахъ другъ съ другомъ?

Широко распространеннымъ способомъ въ этомъ направленіи, особенно среди систематиковъ, является сведеніе всѣхъ промѣровъ къ одному основному, величина котораго принимается равной 100. За подобный основной промѣръ берутъ обыкновенно или базальную или чаще предложенную Гензелемъ (8) базилярную длину черепа [1]); Натузіусъ (20) пользовался для этой цѣли одно время медіаннымъ поперечникомъ между нижнимъ краемъ затылочнаго отверстія и основаніемъ носа, но затѣмъ самъ перешелъ къ базилярной длинѣ.

---

[1]) Базальная длина измѣряется между серединой нижняго края затылочнаго отверстія (basion) и самой передней точкой межчелюстныхъ костей между средними рѣзцами (альвеолярный пунктъ), базилярная длина—между тѣмъ же пунктомъ (basion) и серединой задняго края альвеолъ среднихъ рѣзцовъ (gnathion).

Однако, я не могу не согласиться съ Лискуномъ (14), Клаттомъ (12) и другими въ ихъ отрицательномъ отношеніи къ этому пріему для установленія типическихъ краніологическихъ особенностей различныхъ по величинѣ череповъ. Дѣйствительно, степень корреляціи между основной длиной черепа и размѣрами его отдѣльныхъ частей можетъ носить самый различный характеръ, почему и сведеніе всѣхъ измѣреній къ одному основному промѣру во многихъ случаяхъ можетъ дать едва ли больше, чѣмъ ихъ абсолютныя цифры. Этотъ пріемъ, мнѣ кажется, можетъ имѣть лишь эвристическое значеніе, помогая нѣсколько оріентироваться въ полученныхъ путемъ измѣреній данныхъ, но ихъ разработка должна итти другимъ путемъ.

Нѣкоторый шагъ впередъ по сравненію со сведеніемъ всѣхъ измѣреній къ одному основному промѣру мы встрѣчаемъ въ недавно появившейся работѣ Шумана (30), который принимаетъ 3 основныхъ промѣра: базальную длину, къ которой онъ приводитъ всѣ измѣренія длины, наибольшую высоту затылка, къ которой приводятся другія высоты, и, наконецъ, наибольшую ширину лба—къ ней подобнымъ же образомъ приводятся всѣ измѣренія ширины.

Однако и при этомъ получается чисто трафаретное сравненіе всѣхъ измѣреній только съ тремя промѣрами, принятыми (надо сказать, безъ особенныхъ основаній) за главные. Всѣ ширины, напримѣръ, сравниваются почему-то лишь съ наибольшей шириной черепа, и не дѣлается попытки отнести каждую ширину къ соотвѣтствующей ей длинѣ и т. д.. Между тѣмъ при разработкѣ измѣреній зачастую бываетъ, что при отнесеніи промѣра *a* къ промѣру *b* мы не замѣчаемъ между двумя формами особеннаго различія, если же отнести первый изъ нихъ уже не къ *b*, а къ *c*, то различіе между обоими черепами выступаетъ чрезвычайно рѣзко.

Въ виду этого наиболѣе удобнымъ способомъ для сравненія измѣреній на различныхъ черепахъ другъ съ другомъ является методъ индексовъ, при которомъ тотъ или иной промѣръ относится къ другому промѣру и полученное отношеніе является индексомъ данной части че-

репа, независящимъ отъ того, больше или меньше данный черепъ. Такъ, въ помѣщенной ниже таблицѣ промѣровъ мы находимъ рядъ измѣреній ширины различныхъ костей (теменныхъ, лобныхъ, носовыхъ и т. д.), или же извѣстныхъ отдѣловъ черепа (затылка, морды, нёба и пр.). Ясно, что каждый изъ подобныхъ промѣровъ ширины лучше всего приводить къ длинѣ соотвѣтствующей части и полученное отношеніе сравнивать съ подобнымъ же отношеніемъ у другой формы. Точно такъ же очень важно сравнивать нѣкоторыя ширины, высоты и длины съ другими подобными же промѣрами: напримѣръ, длину мозгового и длину лицевого черепа, длину зубного ряда и длину беззубаго пространства, переднюю и заднюю высоту мозгового черепа и т. д., и т. д. Рядъ подобныхъ указателей, или индексовъ, характеризуетъ черепъ той или иной формы болѣе, чѣмъ что-либо другое.

Именно этотъ пріемъ имѣлъ въ виду Г. Натузіусъ, говоря объ „уравненіяхъ, ясно выражающихъ сходство или различіе". Подобнаго метода индексовъ держался и онъ самъ и рядъ другихъ изслѣдователей череповъ животныхъ (Нерингъ, С. Натузіусъ, Гильцгеймеръ и др.), постоянно примѣняютъ его въ антропологической краніологіи и, наконецъ, имъ же пришлось пользоваться и мнѣ при обработкѣ череповъ видовыхъ гибридовъ между дикими и домашними формами (25).

Отмѣтимъ еще, что установленіе разъ навсегда опредѣленныхъ индексовъ совершенно не нужно и даже можетъ оказаться вреднымъ для дѣла. Всякій трафаретъ въ этомъ отношеніи только безполезенъ, такъ какъ у одной формы данный промѣръ выгоднѣе сравнить съ однимъ, у другой съ другимъ, что видно лишь при разработкѣ данныхъ измѣреній.

Что касается до самыхъ промѣровъ, то, исходя изъ всѣхъ этихъ соображеній, я выработалъ для череповъ зайцевъ и кроликовъ слѣдующую схему изъ 80 промѣровъ. Рѣшивъ не стѣсняться числомъ послѣднихъ, я оставилъ совершенно въ сторонѣ нижнюю челюсть и зубную систему, чтобы остановить свое вниманіе исключительно на черепѣ.

Промѣры длины.

1. Базилярная длина: отъ середины нижняго края затылочнаго отверстія (basion) до середины задняго края альвеолъ малыхъ рѣзцовъ (gnathion).

2. Базальная длина: отъ basion до самой передней точки межчелюстныхъ костей между большими рѣзцами (альвеолярный пунктъ).

3. Наибольшая длина черепа: отъ наиболѣе выдающагося назадъ пункта protuberantia occipitalis externa (inion) до альвеолярнаго пункта.

4. Верхняя длина мозгового черепа: отъ inion до середины носолобнаго шва (nasion).

5. Верхняя длина лицевого черепа: отъ nasion до альвеолярнаго пункта.

6. Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina.

7. Отъ basion до основанія spina palatina.

8. Базикраніальная ось: отъ basion до передняго края тѣла базисфеноида.

9. Базифаціальная ось: отъ gnathion до передняго края тѣла базисфеноида.

10. Отъ inion до середины sutura lambdoidea (lambda).

11. Длина затылочной платформы: отъ inion до tuberculum occipitale.

12. Длина межтемянной кости: отъ tuberculum occipitale до lambda.

13. Длина sutura sagittalis: отъ lambda до пересѣченія этого шва съ sutura coronalis (bregma).

14. Длина sutura frontalis: отъ bregma до nasion.

15. Длина sutura nasalis: отъ nasion до передняго конца этого шва.

16. Длина носового отверстія: отъ передняго конца носового шва до середины нижняго края носового отверстія.

17. Длина нёба: отъ gnathion до основанія spina palatina.

18. Длина foramen incisivum: отъ его передняго края до основанія spina nasalis верхнечелюстныхъ костей.

19. Длина твердаго нёба: отъ основанія spina nasalis до основанія spina palatina.

20. Отъ основанія spina nasalis до пересѣченія sutura maxillo-palatina съ crista palatina.

21 Отъ пересѣченія sutura maxillo-palatina съ crista palatina до основанія spina palatina.

22. Отъ основанія spina palatina до середины synchondrosis spheno-basilaris.

23. Длина хоанъ: отъ основанія spina palatina до передняго края тѣла прэсфеноида.

24. Длина клиновидныхъ костей: отъ передняго края тѣла прэсфеноида до середины synchondrosis spheno-basilaris.

25. Длина basioccipitale: отъ середины synchondrosis spheno-basilaris до basion.

26. Отъ inion до точки на скуловой дугѣ по серединѣ sutura zygomatico-temporalis (скуловой пунктъ).

27. Отъ скулового до альвеолярнаго пункта.

28. Боковая длина мозгового черепа: отъ inion до задняго края глазницы у основанія верхняго края processus zygomaticus височной кости.

29. Боковая длина морды: отъ альвеолярнаго пункта до середины передняго нижняго угла глазницы.

30. Длина глазницы: отъ основанія верхняго края processus zygomaticus височной кости до середины передняго нижняго угла глазницы.

31. Длина зубного ряда верхней челюсти (между краями альвеолъ).

32. Длина беззубаго пространства: между серединой задняго края альвеолы малаго рѣзца и серединой передняго края альвеолы P_3.

33. Верхняя длина межчелюстной кости: отъ альвеолярнаго пункта до задняго края ramus frontalis.

34. Нижняя длина межчелюстной кости: отъ альвеолярнаго пункта до задняго края partes mediales rami palatini.

35. Наибольшая (косая) длина носовой кости.

36. Длина скуловой дуги.

37. Разстояніе между заднимъ концомъ скуловой дуги и переднимъ краемъ слухового отверстія.

38. Длина bulla tympani.
39. Длина надглазничной дуги.
40. Длина слёзной кости.

Промѣры высоты.

41. Большая высота затылка: отъ basion до inion.
42. Малая высота затылка: отъ середины верхняго края затылочнаго отверстія (opisthion) до inion.
43. Высота затылочнаго отверстія: отъ basion до opisthion.
44. Отъ середины synchondrosis spheno-basilaris до lambda.
45. Отъ передняго края тѣла прэсфеноида до точки на sutura frontalis между медіальными углами incisurae supraorbitales anteriores.
46. Отъ основанія spina palatina до nasion.
47. Отъ передняго края foramen incisivum до передняго конца sutura nasalis.
48. Отъ basion до nasion.
49. Высота глазницы между надглазничной и скуловой дугами у передняго края processus zygomaticus височной кости.

Промѣры ширины.

50. Наибольшая ширина черепа въ скуловыхъ дугахъ посерединѣ sutura zygomatico-temporalis.
51. Наибольшая ширина мозгового черепа на чешуѣ височной кости.
52. Наибольшая ширина затылка на уровнѣ основаній processus jugulares.
53. Ширина морды между серединами передняго нижняго угла глазницы.
54. Ширина морды между наружными краями альвеолъ перваго ложнокоренного (P_1) и перваго настоящаго коренного (M_1) зуба.
55. Наибольшая ширина затылочной платформы между задними боковыми углами ея.
56. Наибольшая ширина межтемянной кости между боковыми углами ея.

57. Наибольшая ширина теменныхъ костей.

58. Наименьшая ширина лобной кости между медіальными углами incisurae supraorbitales posteriores.

59. Ширина лобной кости между наружными краями надглазничныхъ дугъ въ наиболѣе узкомъ мѣстѣ.

60. Ширина надглазничной дуги по той же линіи.

61. Ширина между задними концами надглазничныхъ дугъ.

62. Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ.

63. Наибольшая ширина носовыхъ костей при сочлененіи ихъ съ лобной и съ ramus frontalis межчелюстной.

64. Ширина между задними концами rami frontales межчелюстныхъ костей.

65. Ширина носового отверстія между передними наружными углами носовыхъ костей.

66. Ширина между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ.

67. Ширина между наружными задними углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ.

68. Наибольшая ширина foramen incisivum у твердаго нёба.

69. Ширина твердаго нёба между внутренними краями альвеолъ P_1 и P_2.

70. Передняя ширина зубного ряда между внутренними углами передняго края альвеолъ P_3.

71. Задняя ширина зубного ряда между внутренними углами задняго края альвеолъ M_3.

72. Наибольшая ширина хоанъ.

73. Наибольшая ширина между боковыми краями laminae laterales processus pterygoidei клиновидной кости.

74. Наибольшая ширина basiocciptale у вершинъ processus tympanici.

75. Наибольшая ширина bulla tympani.

76. Наибольшая ширина затылочнаго отверстія.

77. Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ.

78. Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ.

79. Наибольшая ширина скуловой дуги.

80. Наибольшая ширина слёзной кости.

Въ моемъ распоряженіи первоначально былъ 21 черепъ бѣляка, любезно переданные мнѣ завѣдующимъ Физіологическимъ Отдѣленіемъ Ветеринарной Лабораторіи И. И. Ивановымъ отъ тѣхъ зайцевъ, которые были доставлены ему для опытовъ живыми изъ Петергофа. Матеріалъ по русакамъ я получилъ при посредствѣ Э. Ф. Поярркова и К. Д. Михайлова съ Зоотехнической Станціи въ Асканія Нова, Таврической губерніи. За доставленіе этого нужнаго мнѣ матеріала я прошу принять всѣхъ этихъ лицъ мою искреннюю благодарность. Всего мною было получено изъ Асканіи 39 череповъ русаковъ, но, исключивъ дефектные или очень молодые экземпляры, я обмѣрилъ изъ нихъ только 29.—О видовыхъ названіяхъ этихъ зайцевъ было сказано уже выше; отмѣчу лишь, что по своей зимней окраскѣ асканійскіе русаки относятся къ подвиду *Lepus europaeus aquilonius*, а не къ *L. e. typicus*. Черепа обоихъ видовъ зайцевъ изображены на нашихъ рисункахъ 1—4, измѣренія же ихъ помѣщены на таблицахъ 1—2.

Какъ видно по таблицѣ 1, гдѣ приведены измѣренія череповъ бѣляковъ, ихъ величина подвержена извѣстнымъ колебаніямъ. Принявъ за мѣрило послѣдней наиболѣе удобную въ этомъ отношеніи базилярную длину (1), мы видимъ, что она колеблется отъ 70 до 83 мм. При этомъ у 2 череповъ базилярная длина равна 70—70,5, у 4 : 73—74, у 9 : 75,5—77, у 5 : 78—80 и у 1—83, т. е. въ этомъ отношеніи здѣсь имѣется обычный варіаціонный рядъ, который совершенно условно можетъ быть разбитъ на нѣсколько классовъ, напримѣръ, какъ это мы сдѣлали выше, на 5:

70—70,5	73—74	75,5—77	78—80	83
2	4	9	5	1

Вмѣсто того, чтобы производить всѣ 80 промѣровъ на каждомъ изъ 21 череповъ, я рѣшилъ произвести эту работу первоначально на нѣсколькихъ типичныхъ черепахъ, отобравъ для этого по одному черепу изъ каждаго класса, а изъ средняго класса два. Конечно, при этомъ

выбирались наилучше сохранившіеся черепа, на которыхъ можно было произвести по возможности всѣ промѣры. Въ качествѣ послѣднихъ я остановился на черепахъ №№ 5, 2, 1, 21, 10 и 15, которые и были мною обмѣрены полностью (см. таблицу 1).

Отмѣтимъ, что, какъ видно по этой таблицѣ, средняя базилярная длина типичныхъ 6 череповъ равна 76,58, тогда какъ средняя базилярная длина всѣхъ вообще череповъ бѣляковъ составляетъ 76,19, т. е. эти двѣ величины очень близки другъ къ другу. На той же таблицѣ приведены среднія для всѣхъ промѣровъ, сдѣланныхъ на 6 типичныхъ черепахъ, при чемъ они обыкновенно очень близки къ среднимъ для всѣхъ вообще череповъ тамъ, гдѣ послѣднія выведены. Все это безусловно говоритъ о полной допустимости нашего пріема—обмѣрить предварительно нѣсколько типичныхъ череповъ и уже по этимъ измѣреніямъ до нѣкоторой степени судить о всемъ матеріалѣ. Въ дальнѣйшемъ пригодность этого пріема, который я считаю чрезвычайно полезнымъ для экономіи времени и силъ, станетъ еще болѣе ясной.

Подобнымъ же образомъ необходимо было выбрать типичные экземпляры изъ череповъ русаковъ и, обмѣривъ ихъ тоже полностью, сравнить полученныя данныя съ данными для бѣляковъ. Однако я получилъ черепа русаковъ не сразу, а въ два пріема: первоначально 10 и затѣмъ, нѣсколько мѣсяцевъ спустя, остальные. Поэтому мною были обмѣрены предварительно 6 череповъ изъ первой партіи: №№ 9, 8, 5, 6, 7 и 1 (см. таблицу 2). Средняя базилярная длина ихъ, какъ видно по той же таблицѣ, равна 76,50, тогда какъ среднее того же промѣра у всѣхъ русачьихъ череповъ 75,60. Среднія другихъ измѣреній, тамъ гдѣ послѣднія произведены у всѣхъ череповъ, какъ видно по таблицѣ 2, также очень близки для первыхъ 6 череповъ и для всѣхъ вообще, почему мнѣ казалось излишнимъ выбирать въ качествѣ типичныхъ какіе-нибудь другіе черепа и я призналъ за таковые уже обмѣренные раньше 6 череповъ.

Такимъ образомъ, средняя базилярная длина на черепахъ бѣляковъ и русаковъ очень близка другъ къ другу:

76,58 и 76,50, если имѣть дѣло лишь съ типичными черепами, и 76,19 и 75,60, если учитывать весь обмѣренный матеріалъ. Благодаря этому мы можемъ сравнивать среднія для бѣляковъ и среднія для русаковъ другъ съ другомъ непосредственно, даже не прибѣгая къ выводу индексовъ.

Сравненіе подобныхъ среднихъ для типичныхъ череповъ, обмѣренныхъ раньше другихъ, показываетъ, что, по отношенію ко многимъ измѣреніямъ, черепа обоихъ видовъ зайцевъ не отличаются замѣтно другъ отъ друга, какъ не отличаются они въ смыслѣ базилярной длины. Сюда относится больше половины всѣхъ промѣровъ, которые поэтому и не производились мною на всѣхъ остальныхъ черепахъ, кромѣ типичныхъ. Однако среднія для другихъ измѣреній, сдѣланныхъ на типичныхъ черепахъ, оказались нѣсколько отличающимися другъ отъ друга у *Lepus timidus* и *L. europaeus*. Напримѣръ, среднія для верхней длины лицевого черепа (5) равны 46,25 и 48,50, для базикраніальной оси (8) — 26,33 и 24,25, для ширины foramen incisivum (68)—10,16 и 11,50 и т. д., и. т. д.

Это различіе могло быть вызвано чисто случайными причинами, такъ какъ нами было обмѣрено слишкомъ незначительное число черепсвъ. Въ виду этого я повторилъ всѣ подобные промѣры на всѣхъ черепахъ зайцевъ, бывшихъ въ моемъ распоряженіи, и вывелъ среднія величины для всего матеріала. Это относится, какъ видно на нашихъ таблицахъ 1 и 2, къ промѣрамъ 4, 5, 8, 9, 13, 14, 15, 18—21, 28, 29, 31—37, 50—54, 57, 58, 59, 63, 65, 68, 69, 79. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ при подобномъ изслѣдованіи бо́льшаго по количеству матеріала различіе въ среднихъ сгладилось (укажу хотя бы на промѣры 34 или 65), въ большинствѣ же случаевъ осталось прежнимъ. Эти данныя являются уже болѣе надежнымъ матеріаломъ для установленія краніологическихъ отличій обоихъ видовъ зайцевъ, къ чему мы теперь и переходимъ.

Мы начинаемъ съ отличій общаго характера, т. е. съ такихъ, которыя касаются всего черепа въ лицѣ его двухъ главныхъ отдѣловъ: мозгового и лицевого.—Нѣкоторыя указанія на существованіе подобныхъ различій имѣются и въ литературѣ: такъ, по Гильцгеймеру (9), лицевой

черепъ русака длиннѣе, чѣмъ у бѣляка, по Огневу (24) же онъ у этого вида кромѣ того нѣсколько уже.

Послѣдняя особенность замѣтна и на рядѣ нашихъ промѣровъ, относящихся къ ширинѣ какъ мозгового, такъ и лицевого черепа (ср., напр., у обоихъ видовъ промѣры 51, 54, 57, 58, 59), но лучше другихъ она выражена въ ширинѣ черепа въ скуловыхъ дугахъ, являющейся наибольшей шириной черепа вообще (50). Ея колебанія и средняя величина у обоихъ видовъ таковы:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(50)	46,5 — 50 (M = 48,45)	44 — 49 (M = 46,46)

Впрочемъ, эти величины говорятъ намъ еще очень мало о характерѣ каждаго отдѣльнаго черепа и гораздо болѣе яснымъ станетъ это, если выразить ихъ въ видѣ извѣстныхъ отношеній, индексовъ. Отнесемъ у каждаго изъ изслѣдованныхъ нами череповъ эту ширину къ его базилярной длинѣ (1) и тогда получимъ рядъ подобныхъ индексовъ для каждаго вида. Вычисливъ послѣдніе для череповъ бѣляковъ, имѣемъ [1]):

$68^3/_4$ — $63^1/_2$ — $63^1/_2$ — $64^1/_4$ — 61—59—$62^3/_4$—$65^3/_4$—65—$62^3/_4$—$66^1/_4$—$63^1/_2$— — — 63 — $61^1/_4$—$63^1/_2$—65—65—61—$60^3/_4$—$62^3/_4$,

т. е. рядъ 59—$68^3/_4$.

Произведя то же вычисленіе для русаковъ, получаемъ:

60 — $60^1/_2$—$61^1/_2$—$59^1/_4$—61—62— — — $64^1/_2$— — — $61^1/_4$—$60^1/_2$—63—$60^1/_2$—$66^1/_2$—62—$60^3/_4$—$60^3/_4$— — —$62^1/_2$—$61^1/_2$—60—$64^1/_2$ $61^1/_2$—$58^1/_2$—61— — —60—60—63,

т. е. рядъ $58^1/_2$—$66^1/_2$.

Такимъ образомъ, эта особенность, если имѣть дѣло съ отдѣльными черепами, не можетъ способствовать отличенію черепа одного вида отъ другого, и мы должны поискать для этого какихъ-нибудь иныхъ различій.

[1]) Въ дальнѣйшемъ, какъ и всюду, мы слѣдуемъ порядку размѣщенія черепóвъ на таблицахъ измѣреній. Что касается до самихъ индексовъ, то они вычислялись съ помощью логарифмической линейки и точны лишь до 1, точность же дробей ($^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$) лишь приблизительная. Для нашихъ цѣлей этого однако вполнѣ достаточно.

Что касается до длины лицевого черепа, то Гильцгеймеръ (9) формулировалъ указанное имъ различіе такимъ образомъ, что, если вычесть изъ величины базифаціальной оси удвоенную базикраніальную ось, то разность у бѣляка не превышаетъ 10 мм., а у русака равна или болѣе 11 мм. Однако, какъ видно по нашимъ таблицамъ, у русака эта разность зачастую бываетъ и менѣе 10 мм. (№№ 9, 8, 6, 2, 11 и т. д.), у бѣляковъ же можетъ быть и болѣе этого числа (№ 17).

Тѣмъ не менѣе различіе въ отношеніи длины обоихъ главныхъ отдѣловъ черепа у русака и бѣляка все же имѣется. Оно замѣтно и по верхней длинѣ мозгового и лицевого черепа (4, 5), но еще лучше выступаетъ на размѣрахъ базикраніальной (8) и базифаціальной (9) осей:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(8)	24—27,5 (M=25,76)	23—27 (M=24,72)
(9)	52,5—62 (M=57,16)	53—62,5 (M=58,60).

Здѣсь, впрочемъ, различіе сказывается только въ среднихъ величинахъ, но и изъ послѣднихъ достаточно ясно видно, что въ среднемъ черепъ бѣляка по сравненію съ черепомъ русака длиннѣе въ мозговомъ отдѣлѣ и короче въ лицевомъ. Однако, какъ и въ случаѣ общей ширины черепа, подобное различіе среднихъ величинъ еще мало даетъ для различенія череповъ обоихъ видовъ другъ отъ друга, и мы и здѣсь должны обратиться къ индексамъ. Отнеся для этого базикраніальную длину каждаго черепа къ его базифаціальной длинѣ, имѣемъ для бѣляковъ:

$45^3/_4$—$49^1/_2$—$47^1/_2$—45—$48^1/_4$—$43^1/_2$—$43^1/_2$—44—$43^3/_4$—$46^1/_2$—$45^1/_2$—$47^1/_2$—46—$44^1/_2$—46—42—43—$42^3/_4$—$47^1/_2$—$41^1/_2$—45,

т. е. рядъ 42—$49^1/_2$;

для русаковъ же: 42—43—$39^3/_4$—$42^1/_2$—$41^3/_4$—$39^1/_2$—43—$42^1/_2$—43—$43^1/_4$—$41^3/_4$—$39^3/_4$—$45^3/_4$—$43^1/_4$—$42^1/_2$—$41^1/_2$—$41^1/_4$—41—$41^1/_2$—$45^1/_2$—44—$43^1/_2$—44—$41^1/_2$—41—$42^3/_4$—$41^1/_2$—$38^1{}_2$—45,

т. е. рядъ $38^1/_2$—$45^3/_4$.

Эти два ряда уже болѣе отличаются другъ отъ друга, чѣмъ аналогичные ряды индексовъ наибольшей ширины черепа, но все же конецъ одного слишкомъ далеко заходитъ за начало другого и около трети ихъ общаго протяженія совпадаютъ въ обоихъ рядахъ другъ съ другомъ. Для цѣлей практическаго различенія череповъ это обстоятельство представляетъ уже слишкомъ большое затрудненіе.

Тѣмъ не менѣе среди произведенныхъ нами измѣреній длины мозгового и лицевого черепа мы можемъ указать два такихъ, которыя представляютъ въ этомъ отношеніи бо́льшее удобство. Я имѣю въ виду боковую длину мозгового (27) и лицевого (28) черепа, измѣряемую отъ inion (или соотвѣтственно отъ альвеолярнаго пункта) до глазницы, благодаря чему на ней нѣсколько отражается общая ширина черепа, также отличающая въ среднемъ черепа бѣляка и русака.

Колебанія величины этихъ двухъ промѣровъ и ихъ средняя величина имѣютъ у изслѣдованныхъ нами зайцевъ слѣдующій видъ:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(27)	35—39,5 (M=37,26)	32,5—39 (M=35,22)
(28)	42—48 (M=44,76)	40—50 (M=46,53).

Отнеся теперь первую изъ этихъ величинъ ко второй, получимъ для изслѣдованныхъ нами череповъ бѣляковъ слѣдующіе индексы:

86—86—88—87½—83½—79¼—77¾—81—87—83½—84—82¼—84¾—83¾—79¼—80—84½—87—82—77¾—84½,

т. е. рядъ 77¾—88;

тѣ же индексы для череповъ русаковъ будутъ таковы:

75—74½—72½—75—75—74½—81—77—73—73—78¼—76—77½—71¼—74½—70¼—73½—75—74¾—74¾—87½—81—74¼—73½—74½—79½—76—82,

т. е. рядъ 70¼—87½.

Послѣдній рядъ дѣлается еще короче, если мы откинемъ индексъ № 31, который вообще относится къ очень маленькому зайцу (базилярная длина 70,5). Тогда имѣемъ для русаковъ рядъ $70^1/_4$—82.

Ряды $70^1/_4$—82 и $77^3/_4$—88, хотя и заходятъ другъ за друга, но захожденіе это значительно меньшее, чѣмъ имѣвшее мѣсто для рядовъ индексовъ отношенія базикраніальной оси къ базифаціальной. Благодаря этому, отношеніе боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа другъ къ другу наиболѣе подходитъ для діагноза вида по черепу изъ всѣхъ отношеній, наблюдающихся въ черепѣ вообще, а не въ его отдѣльныхъ костяхъ. Практически можно принять, что, если этотъ индексъ больше 80, мы имѣемъ дѣло съ черепомъ бѣляка, въ противномъ же случаѣ—съ черепомъ русака. Конечно, если индексъ близокъ къ 80 (78—82), вопросъ остается открытымъ, и мы должны обратиться къ другимъ особенностямъ уже спеціальнаго характера. Во всякомъ случаѣ, на это отношеніе необходимо обратить вниманіе, какъ на одно изъ тѣхъ, которыя въ своей совокупности позволяютъ поставить діагнозъ, почему мы вправѣ считать его первымъ краніологическимъ отличіемъ бѣляка отъ русака.

Отъ этого отличія общаго характера мы переходимъ теперь къ спеціальнымъ. При разработкѣ нашихъ измѣреній подобныя спеціальныя различія замѣчаются прежде всего въ области нёба, въ частности въ ширинѣ foramen incisivum (68) и въ длинѣ твердаго нёба (19).

Что касается до перваго изъ этихъ промѣровъ, то его колебанія у нашихъ зайцевъ таковы:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(68)	8—11 (M=10,00)	10—13,5 (M=11,50).

Такимъ образомъ, этотъ промѣръ уже самъ по себѣ зачастую говоритъ сразу за принадлежность даннаго черепа къ тому или иному виду. — Огневъ (24) вмѣсто этой особенности указывалъ на длину foramen incisivum (18). Здѣсь тоже замѣчается различіе, но уже менѣе рѣзкое:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(18)	22—27,5 (M=24,30)	24—29 (M=26,19).

Если мы отнесемъ теперь ширину foramen incisivum къ ея длинѣ, то получимъ (не приводя индексовъ для отдѣльныхъ череповъ):

для бѣляковъ рядъ $33^1/_4$—$46^3/_4$,
для русаковъ рядъ $38^1/_2$—52.

Пользоваться этими индексами въ цѣляхъ діагноза вида по черепу въ большинствѣ случаевъ, конечно, невозможно.

Длина твердаго нёба въ качествѣ отличія бѣляка отъ русака указывалась уже Либе[1]), но Гильцгеймеръ (9) отрицаетъ значеніе этого признака. Тѣмъ не менѣе онъ чрезвычайно характеренъ, пожалуй даже болѣе, чѣмъ ширина foramen incisivum:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(19)	6,5—9 (M=7,45)	5—7 (M=5,96).

И здѣсь абсолютная величина этого промѣра говоритъ уже часто о принадлежности черепа бѣляку или русаку. Практически можно принять, что, если длина твердаго нёба больше 7 мм., то мы имѣемъ дѣло съ бѣлякомъ, если меньше,—съ русакомъ, хотя и здѣсь, какъ и въ другихъ случаяхъ, діагнозъ иногда невозможенъ.

Отнесемъ теперь эту величину къ ширинѣ твердаго нёба, принятой за 100. Тогда получаемъ для изслѣдованныхъ нами череповъ бѣляковъ слѣдующіе индексы:

75—$66^1/_2$—75—75—75—$76^1/_4$—75—$66^1/_2$—$66^1/_2$—89—70—79—$66^1/_2$—79—$71^1/_2$—$93^1/_2$—70—59—$71^1/_2$—80—$94^3/_4$,
т. е. рядъ 59—$94^3/_4$;

для русаковъ же: 60—57—$47^3/_4$—$41^1/_2$—50—50—$43^1/_2$—50—$52^1/_4$—$63^1/_2$—44—70—$54^1/_4$—$43^1/_2$—$54^1/_2$—54—52—59—62—59—$45^3/_4$—$54^1/_2$—$41^1/_2$—50—$44^1/_2$—61—61—54—$45^1/_2$,
т. е. рядъ $41^1/_2$—70.

[1]) Цитир. по Гильцгеймеру.

Этотъ индексъ пригоденъ для различенія череповъ обоихъ видовъ зайцевъ въ той же степени, что и отношеніе боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа. Правда, и эти ряды заходятъ другъ за друга, но на сравнительно небольшой части ихъ общаго протяженія (около одной пятой); къ тому же индексъ 59 у бѣляковъ и 70 у русаковъ встрѣчаются только по одному разу у тѣхъ череповъ, гдѣ имѣетъ мѣсто сравнительно рѣдкое совпаденіе максимума одной изъ сравниваемыхъ величинъ съ минимумомъ другой.

Отмѣчая и здѣсь относительность даннаго различія, мы можемъ принять для цѣлей чисто практическаго различенія **череповъ, что данный индексъ у бѣляковъ обыкновенно болѣе 65, у русаковъ же меньше этого числа.**

Различная длина твердаго нёба отражается и на другомъ промѣрѣ, именно на длинѣ его максиллярнаго отдѣла (20). Кромѣ послѣдняго, въ образованіи твердаго нёба принимаетъ участіе и нёбная кость; длина этого отдѣла (21), какъ видно по нашимъ таблицамъ, у обоихъ видовъ **въ среднемъ одинакова. Благодаря этому** максиллярные отдѣлы нёба также довольно сильно отличаются у бѣляка и русака:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(20)	4,5—6,5 (M=5,33)	2,5—4,5 (M=3,60).

Останавливаться, впрочемъ, на этой особенности, носящей чисто производный характеръ, мы не будемъ.

Однако этимъ не ограничиваются различія между обоими **видами, наблюдающіяся въ области нёба,** такъ какъ къ нимъ присоединяются еще длина зубного ряда и длина беззубаго пространства верхней челюсти. Глубоко правильно **въ этомъ отношеніи Блазіусъ** далъ **въ своей** книгѣ (2) для видовъ рода *Lepus* лишь изображенія передняго отдѣла нижней поверхности черепа, которая для нихъ безусловно всего болѣе характерна.

Что касается до длины зубного ряда (31), то ея колебанія и средняя величина у обоихъ видовъ таковы:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(31)	17,5—21,5 (M=19,28)	15,5—18,5 (M=17,17).

Такимъ образомъ, зубной рядъ у бѣляка въ среднемъ длиннѣе, чѣмъ у русака. Напротивъ, длина беззубаго пространства верхней челюсти (32) у перваго вида короче, у второго длиннѣе:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(32)	25—29,5 (M=27,57)	25,5—32 (M=28,94).

Замѣтимъ, что на послѣднюю особенность (длину діастемы) указывалъ уже Гильцгеймеръ (9).

Чтобы провѣрить значеніе этихъ признаковъ для діагноза по отдѣльному черепу, мы отнесемъ величину перваго промѣра ко второму у всѣхъ изслѣдованныхъ нами череповъ. Тогда получимъ слѣдующіе индексы: для бѣляковъ—74—68 1/2—74—67 1/4—74—73—68—68—65—71 1/2—65 1/2—69—69 1/4—66 1/2—71 1/2—72 3/4—71—71—71 1/2—67 1/4—71 1/2,

т. е. рядъ 65—74;

для русаковъ—58—63 1/2—60 1/2—62 3/4—60—53 1/4—56—56 1/2—64 1/2—62 1/2—59 3/4—58—60 1/2—57 1/4—56 3/4—60 1/2—59 3/4—55—56 3/4—58—64 1/2—61—61 1/4—58 1/2—57 1/2—59 1/2—58—68 3/4—66 3/4,

т. е. рядъ 53 1/4—66 3/4.

Оба этихъ ряда, какъ всегда, заходятъ другъ за друга своими концами, но это имѣетъ мѣсто лишь на незначительной части ихъ общаго протяженія. Поэтому для различенія вида по черепу индексъ этотъ является столь же пригоднымъ, какъ и разобранные нами выше отношенія боковыхъ длинъ главныхъ отдѣловъ черепа другъ къ другу и длины твердаго нёба къ ширинѣ foramen incisivum. Какъ и въ послѣднемъ случаѣ, для практическихъ цѣлей границей видовыхъ индексовъ является число 65: индексы бѣляковъ обычно выше его, русаковъ, напротивъ, ниже.

Переходя съ нижней на верхнюю поверхность черепа, мы должны отмѣтить прежде всего различіе, во первыхъ, въ носовыхъ костяхъ, на которое указывали уже многіе изслѣдователи—Лённбергъ (15), Либе[1]), Шэффъ[1]),

[1]) Цитир. по Гильцгеймеру (9).

Гильцгеймеръ (9), Огневъ (24), и, во вторыхъ, въ межчелюстныхъ, на что указывалъ Огневъ. И тѣ и другія кости у русака длиннѣе, какъ видно по промѣрамъ ихъ длины (15—для носового шва и 33—для межчелюстной кости):

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(15)	29—36 (M=32,71)	26,5—40 (M=34,36)
(33)	47,5—57,5 (M=53,09)	48—59 (M=55,69).

Въ лицѣ этихъ двухъ промѣровъ мы имѣемъ дѣло безусловно съ одной особенностью, зависящей отъ удлиненія носовыхъ костей у русака по сравненію съ бѣлякомъ.

Еще болѣе замѣтно это отличіе, если обратиться къ косой длинѣ носовой кости, которая является ея наибольшей длиной (35). Колебанія и средняя величина этого промѣра у обоихъ видовъ таковы:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(35)	36—45 (M=40,88)	36—50,5 (M=44,05).

На этотъ промѣръ обращалъ уже вниманіе Лённбергъ, по которому длина носовой кости у русака больше ихъ двойной ширины, у бѣляка же меньше. Это замѣчаніе, конечно, неправильно и не оправдывается у цѣлаго ряда измѣренныхъ нами череповъ русака (см. №№ 8, 7, 1 и др.). Что касается до отношенія ширины носовыхъ костей (63) къ косой длинѣ одной изъ нихъ, то, вычисливъ соотвѣтствующіе индексы для каждаго изъ обмѣренныхъ нами череповъ въ отдѣльности, получимъ для бѣляковъ: $52^3/_4$—$53^1/_4$—$51^1/_4$—$51^3/_4$—50—$53^1/_2$—50—$57^1/_2$—$52^1/_2$—55—$58^1/_4$—$50^1/_2$—$53^1/_4$—$50^1/_2$—$54^1/_2$—$51^3/_4$—$55^1/_2$—$58^1/_4$—$52^1/_2$—$51^3/_4$—49,

т. е. рядъ 49—$58^1/_4$;

для русаковъ же: $47^1/_2$—$52^1/_2$—50—50—$55^3/_4$—$56^1/_2$—49—57—$47^3/_4$—$47^3/_4$—$52^1/_2$—54—54—$51^1/_4$—$46^3/_4$—$52^1/_4$—50—$53^1/_2$—$52^1/_4$—$43^1/_4$—$55^1/_2$—49—51—$53^1/_4$—$48^1/_2$—$51^1/_2$—$51^1/_2$—$51^3/_4$,

т. е. рядъ $43^1/_4$—57.

Такимъ образомъ, мы видимъ, что отношеніе длины носовой кости и ихъ ширины ни въ коемъ случаѣ не пригодно для различенія череповъ обоихъ видовъ другъ отъ друга.

Кромѣ различія въ длинѣ носовыхъ костей, у бѣляка и русака мы наблюдаемъ на верхней поверхности черепа еще одну очень характерную для этихъ видовъ особенность, именно различіе въ длинѣ скуловой дуги. Послѣдняя у русака, въ отличіе отъ носовыхъ костей, въ среднемъ короче, у бѣляка же длиннѣе, какъ видно изъ сравненія измѣреній ея у обоихъ видовъ:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(36)	37—43 (M=40,64)	34—42 (M=38,86).

Въ зависимости отъ этой особенности наблюдается различіе и въ другомъ промѣрѣ, именно въ разстояніи отъ задняго конца скуловой дуги до слухового прохода:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(37)	11—14 (M=11,90)	9,5—12,5 (M=10,96).

Это отличіе обоихъ видовъ не носитъ однако самостоятельнаго характера, что лучше всего видно, если мы отнесемъ среднія величины второго промѣра къ среднимъ перваго: при этомъ и для бѣляка и для русака получаются очень близкія цифры (29,2 и 28,2).

Что касается до длины скуловой дуги, то, какъ видно по крайнимъ членамъ этого ряда у бѣляка и русака, пользоваться ея абсолютной величиной для опредѣленія вида по черепу совершенно невозможно. Намъ нужно и здѣсь прибѣгнуть къ своему обычному пріему, именно къ вычисленію индексовъ, для чего лучше всего отнести у каждаго черепа этотъ промѣръ къ косой длинѣ носовой кости.

Сдѣлавъ это вычисленіе, получаемъ для бѣляковъ: $105^1/_2$—101—101—94—$97^1/_2$—100—$92^1/_2$—105—$102^1/_2$—$103^3/_4$—$96^1/_4$—101—95—$102^1/_2$—$94^1/_2$—$97^1/_2$—$97^1/_2$—$98^3/_4$—105—$97^3/_4$—100—$97^3/_4$,

т. е. рядъ $92^1/_2$—$105^1/_2$;

для русаковъ же: $84^1/_2$—$89^1/_2$—$84^3/_4$—$95^1/_4$—$93^1/_4$—89—$76^1/_2$—$94^1/_2$—$90^3/_4$—$86^3/_4$—$91^1/_2$—$88^1/_4$—$94^1/_4$ - $95^1/_4$—82—$86^1/_2$—$92^1/_4$—$81^1/_4$—89—$85^1/_2$—$81^1/_4$—$98^1/_2$—$89^1/_2$—$87^1/_4$—$87^3/_4$—86—$90^1/_2$—$86^1/_2$,

т. е. рядъ $76^1/_2$—$98^1/_2$.

Замѣтимъ, что индексъ $98^1/_2$ принадлежитъ черепу маленькаго и, вѣроятно, молодого зайца № 31, о которомъ мы уже упоминали выше. Какъ отмѣчаетъ Огневъ (24), черепъ молодого зайца обычно отличается сильной укороченностью носовыхъ костей и, дѣйствительно, косая длина ихъ у № 31 только 36 мм, прямая же длина по шву 28 мм. Благодаря этому и отношеніе длины скуловой дуги къ косой длинѣ носовой кости оказалось очень большимъ. Исключивъ этотъ индексъ, какъ мы сдѣлали это выше при разборѣ отношенія боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа другъ къ другу, получаемъ для русаковъ уже болѣе короткій

рядъ $76^1/_2$—$95^1/_4$.

Захожденіе этихъ рядовъ другъ за друга совсѣмъ незначительное, почему и эти индексы вполнѣ пригодны для цѣлей діагноза, подобно тѣмъ, которые разобраны нами выше. Практически здѣсь можно принять, что если этотъ индексъ больше 95, то мы имѣемъ дѣло съ черепомъ бѣляка, въ противномъ же случаѣ—съ черепомъ русака.

Перечисленными особенностями, какъ мнѣ кажется, исчерпываются главнѣйшія краніологическія отличія бѣляка отъ русака. Правда, въ литературѣ отмѣчались и еще нѣкоторыя, но они или носятъ такой характеръ, что не могутъ быть учтены количественно, или же являются слѣдствіемъ разобранныхъ нами выше особенностей, т. е. не носятъ самостоятельнаго характера.

Къ числу первыхъ относятся такіе признаки, какъ форма скуловой дуги и образованіе передняго края глазницы (Лённбергъ—15), характеръ заднихъ надглазничныхъ отростковъ (Гильцгеймеръ—9, Огневъ—24), степень вогнутости лобной кости (Барретъ-Гамильтонъ, Огневъ). Сюда же можно причислить и признакъ Миддендорфа (18) — форму швовъ между лобными и

носовыми и теменными и затылочными костями,—въ оцѣнкѣ котораго я вполнѣ схожусь съ Огневымъ.

Съ примѣромъ признаковъ подчиненныхъ, вытекающихъ, какъ слѣдствіе, изъ разобранныхъ нами главныхъ особенностей, мы имѣли уже дѣло въ лицѣ длины межчелюстной кости. Послѣдняя зависитъ, главнымъ образомъ, отъ большаго или меньшаго развитія ея лобной вѣтви, которая слѣдуетъ за ростомъ носовыхъ костей. Огневъ же, указавшій на этотъ признакъ, отмѣчаетъ, что съ возрастомъ зайца сильно удлиняются его носовыя и переднечелюстныя кости. Очевидно, здѣсь имѣетъ мѣсто столь полная корреляція, что достаточно имѣть въ виду лишь одну особенность.

То же самое можно сказать про наименьшую ширину лобной кости между incisurae supraorbitales posteriores, на которую обращали вниманіе и Лённбергъ, и Гильцгеймеръ, и Огневъ. Дѣйствительно, величина этого промѣра у русака меньше, чѣмъ у бѣляка:

	Бѣлякъ.	Русакъ.
(58)	13,5—17 (M=15,59)	13—16 (M=14,26).

Однако это же явленіе мы наблюдаемъ и на нѣкоторыхъ другихъ промѣрахъ ширины, напримѣръ, на наибольшей ширинѣ теменныхъ костей:

(57)	28,5—33 (M=30,14)	26—31 (M=28,85).

Отнесемъ теперь у каждаго черепа наименьшую ширину лобной кости къ длинѣ лобнаго шва (14); тогда получаемъ

для бѣляковъ—рядъ 34—44$^{3}/_{4}$,
для русаковъ—рядъ (29$^{1}/_{2}$)—33—42.

Сдѣлавъ то же самое съ наибольшей шириной теменныхъ костей и длиной теменного шва (13), имѣемъ

для бѣляковъ—рядъ 132$^{1}/_{2}$—166,
для русаковъ—рядъ 121$^{1}/_{2}$—164.

Не трудно видѣть, что оба этихъ признака лишены самостоятельнаго значенія и совершенно не пригодны для

цѣлей различенія вида по черепу. И въ томъ и въ другомъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ отраженіемъ меньшей (въ среднемъ) ширины черепа русака, о которой мы говорили уже выше.

Итакъ, каковы же тѣ признаки, которые отличаютъ черепа обоихъ видовъ европейскихъ зайцевъ другъ отъ друга? Для этого намъ достаточно сдѣлать на черепѣ всего 8 промѣровъ и выразить ихъ отношенія въ видѣ 4 индексовъ:

		Lepus timidus. (Бѣлякъ).	*Lepus europaeus.* (Русакъ).
1.	$\frac{\text{Боковая длина мозгового черепа}}{\text{Боковая длина лицевого черепа}}$	> 80	< 80
2.	$\frac{\text{Длина твердаго нёба}}{\text{Ширина foramen incisivum}}$	> 65	< 65
3.	$\frac{\text{Длина зубного ряда}}{\text{Длина беззубаго пространства}}$	> 65	< 65
4.	$\frac{\text{Длина скуловой дуги}}{\text{Косая длина носовой кости}}$	> 95	< 95

Всѣ эти отличія однако, какъ мы видѣли выше, имѣютъ не абсолютное, а только относительное значеніе, такъ какъ ряды индексовъ одного вида всегда нѣсколько переходятъ границу и смѣшиваются съ индексами другого вида, почему принятыя нами за пограничныя цифры (80, 65, 65, 95) являются такими лишь условно. Въ виду этого легко можетъ явиться сомнѣніе, дѣйствительно ли отличаются краніологически эти виды, насколько мы имѣемъ право считать указанныя нами различія за таковыя?

Для разрѣшенія этого вопроса мы должны обратиться къ тѣмъ крайне несложнымъ пріемамъ, которые примѣняются въ варіаціонной статистикѣ при сравненіи варіаціонныхъ рядовъ другъ съ другомъ. При этомъ учитывается не только средняя величина каждаго ряда, но и ея средняя ошибка. Послѣдняя зависитъ, какъ извѣстно, во первыхъ, отъ квадратическаго уклоненія даннаго ряда (σ), которое является мѣриломъ его измѣнчивости, и, во

вторыхъ, отъ числа членовъ въ ряду (n). Для вычисленія квадратическаго уклоненія пользуются, если средняя величина (M) уже извѣстна, формулой $\sigma = \pm\sqrt{\frac{\Sigma p\alpha^2}{n}}$, гдѣ α—уклоненія отъ M, p—число членовъ каждаго класса, Σ—знакъ суммированія, и, опредѣливъ его, легко получаютъ и величину средней ошибки (m), такъ какъ $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$.

Зная среднія величины и среднія ошибки двухъ подлежащихъ сравненію рядовъ, мы легко можемъ установить, имѣется ли между этими двумя рядами дѣйствительное различіе или нѣтъ. Для этого опредѣляютъ, насколько средняя величина одного ряда отличается отъ средней величины другого рода, т. е. разность ($M_1 - M_2$), и затѣмъ среднюю ошибку этой разности, которая равна корню квадратному изъ суммы квадратовъ ошибокъ обѣихъ среднихъ величинъ, т. е. является $\pm\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$.

Въ конечномъ итогѣ мы получаемъ формулу $(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$, сравненіе обѣихъ половинъ которой другъ съ другомъ и даетъ отвѣтъ на поставленный нами вопросъ, отличаются ли данные ряды другъ отъ друга или нѣтъ. Если разность среднихъ величинъ значительно больше ея средней ошибки, то оба варіаціонныхъ ряда дѣйствительно отличаются другъ отъ друга, если, наоборотъ, разность среднихъ величинъ приближается къ своей средней ошибкѣ, то различія между рядами нѣтъ и замѣчаемыя нами отличія между ними чисто кажущіяся.

Сравнимъ этимъ путемъ величины намѣченныхъ нами выше 8 промѣровъ у бѣляка и русака. Конечно, можно было бы произвести подобное сравненіе просто для 4 нашихъ индексовъ, но это потребовало бы примѣненія болѣе сложныхъ формулъ и болѣе длинныхъ вычисленій, не давая въ то же время ничего существенно новаго: если мы найдемъ дѣйствительныя различія между нашими промѣрами у обоихъ видовъ, то это съ еще большимъ правомъ можно распространить и на выведенные изъ нихъ индексы. Произведя всѣ нужныя вычисленія, получаемъ:

	Бѣлякъ.		Русакъ.		$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
	σ	m	σ	m	
Боковая длина мозгового черепа . .	1,1086	0,24	1,4130	0,26	2,04 ± 0,35
Боковая длина лицевого черепа . . .	1,7500	0,38	2,1775	0,40	1,77 ± 0,55
Длина твердаго нёба	0,5117	0,11	0,6365	0,12	1,49 ± 0,15
Ширина foramen incisivum	0,6362	0,14	0,8094	0,15	1,50 ± 0,20
Длина зубного ряда	0,9338	0,20	0,7728	0,14	2,11 ± 0,24
Длина беззубаго пространства . .	0,9698	0,21	1,4172	0,26	1,37 ± 0,33
Косая длина носовой кости	1,9730	0,43	3,1059	0,57	3,17 ± 0,71
Длина скуловой дуги	1,7087	0,37	1,8874	0,35	1,78 ± 0,51

Эти цифры съ полной убѣдительностью говорятъ за то, что для указанныхъ нами промѣровъ разность среднихъ величинъ ихъ у бѣляка и русака въ нѣсколько (3—10) разъ превышаетъ свою среднюю ошибку: слѣдовательно, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ дѣйствительными различіями краніологическаго характера между обоими видами. Такимъ образомъ, захожденіе одного ряда за другой, нѣсколько относительный характеръ этихъ различій ничему не мѣшаютъ, и провѣрка этого вопроса съ помощью точныхъ пріемовъ варіаціонной статистики вполнѣ подтверждаетъ ихъ полную состоятельность.

Какова однако чисто практическая цѣнность указанныхъ нами различій: можно ли на основаніи этихъ 8 промѣровъ опредѣлить по черепу видъ зайца, которому онъ принадлежитъ?

Благодаря любезности академика Н. В. Насонова, которому я считаю своимъ пріятнымъ долгомъ выразить здѣсь свою благодарность, я получилъ доступъ къ осте-

ологическимъ коллекціямъ Зоологическаго Музея Академіи Наукъ, гдѣ оказалось довольно много череповъ зайцевъ. Попытка поставить по каждому черепу видовой діагнозъ увѣнчались полнымъ успѣхомъ, и на основаніи указанныхъ выше 8 промѣровъ и 4 индексовъ я могъ всегда безъ труда сказать, имѣю ли я дѣло съ черепомъ русака или бѣляка, при чемъ этотъ діагнозъ вполнѣ согласовался съ этикеткой черепа.

Приведу одинъ изъ примѣровъ подобнаго діагноза. Черепъ № 6585 обнаруживаетъ слѣдующія особенности: боковая длина мозгового черепа—36, лицевого черепа—44 (индексъ 82); длина твердаго неба—7,5, ширина foramen incisivum—9 (индексъ $83^1/_4$); длина зубного ряда—19, беззубаго пространства—26 (индексъ 73); длина скуловой дуги—38,5, длина носовой кости—38,5 (индексъ 100). На основаніи всего сказаннаго выше совершенно ясно, что мы имѣемъ дѣло съ черепомъ бѣляка: правда, первый индексъ (82) можетъ принадлежать и бѣляку и русаку, но остальные типичны для *Lepus timidus*.

Однако могутъ встрѣтиться случаи, когда неопредѣленъ не одинъ индексъ изъ четырехъ, а два, три, можетъ быть всѣ четыре (хотя лично я послѣдняго ни разу не наблюдалъ)—какъ быть въ такихъ случаяхъ? Конечно, вопросъ можетъ быть рѣшенъ даже по одному типичному индексу при неопредѣленности остальныхъ, но въ этомъ случаѣ у насъ все же останется сомнѣніе, и является вопросъ, нельзя ли его избѣжать?

Для этого мы снова должны обратиться къ пріемамъ варіаціонной статистики, въ частности къ методу наименьшихъ квадратовъ, предложенному Гейнке въ его „Естественной исторіи сельди“ (7). Сущность этого метода очень проста и можетъ быть изложена въ двухъ словахъ.

Какъ извѣстно, сумма всѣхъ уклоненій отъ средней величины (въ обѣ стороны варіаціоннаго ряда) равна нулю, сумма же ихъ квадратовъ меньше суммы квадратовъ уклоненій отъ любого члена ряда, или на языкѣ буквъ $\Sigma\alpha^2 < \Sigma a^2$, гдѣ α—уклоненіе отъ M, а—уклоненіе отъ любого другого члена ряда. Гейнке показалъ, что различныя

свойства одной особи обнаруживаютъ ту же самую особенность въ величинѣ ихъ уклоненій отъ средней величины каждаго, что и различные члены одного варіаціоннаго ряда по отношенію къ одному свойству. Слѣдовательно, и здѣсь сумма квадратовъ уклоненій всѣхъ особенностей отъ средней величины каждой изъ нихъ, свойственной данной группѣ особей (расѣ, виду), будетъ величиной наименьшей. Благодаря этому, становится возможнымъ опредѣленіе каждой особи и тамъ, гдѣ расы, какъ у сельдей, отличаются лишь средними величинами: данная особь принадлежитъ къ той расѣ, по отношенію къ среднимъ величинамъ особенностей которой сумма квадратовъ уклоненій будетъ наименьшей.

Этотъ же пріемъ можетъ быть примѣненъ нами при опредѣленіи череповъ зайцевъ, различія между которыми носятъ также относительный характеръ, но здѣсь, конечно, не всегда, а лишь въ немногихъ сомнительныхъ случаяхъ, такъ какъ въ большинствѣ изъ нихъ можно поставить діагнозъ и безъ помощи этого метода. Пояснимъ примѣненіе послѣдняго также примѣромъ.

Черепъ № 1907 изъ коллекцій Зоологическаго Музея обнаружилъ при измѣреніи слѣдующія особенности: боковая длина мозгового черепа—39, лицевого—49 (индексъ 79½); длина твердаго нёба—7,5, ширина foramen inicisivum—12 (индексъ—62½); длина зубного ряда—17,5, беззубаго пространства—31 (индексъ—56½); длина скуловой дуги—40, носовой кости—47 (индексъ 83½). Первые два индекса совершенно ничего не говорятъ, такъ какъ ихъ величины могутъ принадлежать обоимъ видамъ зайцевъ; два другихъ характерны для русака, но въ то же время длина твердаго нёба, абсолютная величина которой также очень характерна, слишкомъ велика для русака: у изслѣдованныхъ нами череповъ она не превышала 7 мм. Поставить діагнозъ, что этотъ черепъ принадлежитъ русаку, можно, конечно, и по этимъ даннымъ, но при этомъ все же возможно нѣкоторое сомнѣніе.

Прибѣгнемъ теперь къ методу Гейнке и опредѣлимъ, насколько уклоняются эти промѣры, съ одной стороны, отъ среднихъ величинъ ихъ у бѣляка, съ другой—

у русака. Въ первомъ случаѣ (при сравненіи съ нашими средними для *Lepus timidus*) получаемъ рядъ:

1,7—4,2—0—2,0—1,8—3,4—0,6—6,1, при чемъ здѣсь $\Sigma\alpha^2=60{,}05$.

Во второмъ случаѣ (при сравненіи съ нашими средними для *Lepus europaeus*) имѣемъ:

2,8—2,5—1,0—0—0,8—2,1—2,1—2,0, при чемъ въ этомъ случаѣ $\Sigma\alpha^2=28{,}55$.

Слѣдовательно, не можетъ быть сомнѣній, что данный черепъ принадлежалъ русаку, такъ какъ сумма квадратовъ уклоненій отъ его среднихъ въ два раза меньше, чѣмъ для бѣляка.

Мы пришли къ концу поставленной нами задачи—выяснить, каковы краніологическія различія между обоими русскими видами зайцевъ. Изслѣдованіе довольно большого количества череповъ бѣляка и русака показало намъ, что между ними нѣтъ ни одного абсолютнаго различія, хотя различія вообще имѣются, при томъ вполнѣ достаточныя для діагноза вида по черепу на основаніи нѣсколькихъ характерныхъ промѣровъ. Не имѣя абсолютнаго характера, эти различія являются относительными, сводятся къ различію среднихъ величинъ извѣстныхъ особенностей, заходя при этомъ своими границами другъ за друга.

Впрочемъ, въ этомъ трудно видѣть что-либо особенное, рѣзко выдѣляющееся изъ ряда противоположныхъ случаевъ. Напротивъ, всюду, гдѣ къ систематикѣ начинаютъ примѣнять точное варіаціонно-статистическое изслѣдованіе, получаютъ аналогичные результаты, если изслѣдованію подвергаются разновидности одного вида или же близкіе виды. Укажу въ видѣ примѣра на классическое въ этомъ отношеніи изслѣдованіе Гейнке, гдѣ это впервые было точно показано на сельди и близкихъ къ ней видахъ съ удивительной ясностью и полнотой. „Существованіе постоянныхъ различій въ отдѣльныхъ признакахъ между близко родственными другъ къ другу видами, какъ сельдь, килька, сардинка и др.“, читаемъ мы въ этой работѣ,

„представляетъ изъ себя научную фикцію, такъ какъ она приписываетъ природѣ вещи, которыхъ та сама не знаетъ“ (7, стр. XII).

Во всѣхъ этихъ случаяхъ имѣетъ мѣсто различіе въ среднихъ величинахъ при захожденіи одного ряда своими границами за другой. Для этого явленія де Фризомъ былъ даже предложенъ особый терминъ—трансгрессивная измѣнчивость, при чемъ имъ также было подчеркнуто широкое распространеніе этого явленія въ природѣ (32, Т. I. стр. 308 и слѣд.). Къ явленіямъ трансгрессивной измѣнчивости относятся, такимъ образомъ, и краніологическія различія между изслѣдованными нами видами *Lepus* [1]).

Конечно, различія въ черепѣ между близкими видами носятъ, вѣроятно, зачастую тотъ же характеръ, т. е. являются трансгрессивными, такъ что изслѣдованные нами два вида *Lepus* отнюдь не составляютъ въ этомъ отношеніи исключенія изъ общаго правила. Тѣмъ не менѣе почти всѣ систематики, несмотря на это, стремятся найти и между близкими видами абсолютныя различія и или признаютъ за таковыя при недостаткѣ матеріала различія относительнаго характера или же высказываются, что данные виды не имѣютъ настоящихъ краніологическихъ отличій.—Приведу только два примѣра, чтобы показать наличность такихъ же краніологическихъ особенностей, какъ у бѣляка и русака, и у многихъ другихъ близкихъ другъ къ другу видовъ млекопитающихъ.

Возьмемъ бизона и зубра, съ черепами которыхъ мнѣ пришлось имѣть дѣло при изслѣдованіи краніологическихъ особенностей гибридовъ между ними и коровой (25). Это несомнѣнно два различныхъ вида, но близкіе другъ къ другу, легко смѣшивающіеся и дающіе плодовитое потомство. Каковы же различія въ ихъ черепахъ, можно ли

[1]) Недавно мнѣ удалось показать, что таковы же чисто морфологическія различія между нѣкоторыми видами тлей изъ рода *Chermes*, при чемъ діагнозъ отдѣльной особи возможенъ здѣсь лишь съ помощью метода Гейнке. См. объ этомъ: Ю. А. Филипченко. Біологическіе виды хермесовъ и ихъ статистическое различеніе.—Зоологическій Вѣстникъ. I. вып. 2. 1916.

Примѣчаніе во время печатанія.

здѣсь указать сразу особенности, характерныя для каждаго изъ этихъ видовъ?

Еще Кювье (5) указывалъ, что по строенію роговъ, лба и глазницъ изслѣдованные имъ черепа этихъ формъ нѣсколько отличаются другъ отъ друга. Подробнѣе остановился на этомъ Рютимейеръ (28), но и онъ далъ лишь общее описаніе краніологическихъ особенностей бизона и зубра, не пытаясь облечь ихъ въ точную математическую форму путемъ соотвѣтствующихъ измѣреній. Напротивъ, Алленъ (1), на основаніи измѣреній ряда череповъ обоихъ видовъ, приходитъ къ заключенію, что краніологическихъ особенностей, отличающихъ *Bison americanus* отъ *Bison bonasus*, нѣтъ, если не считать, что черепъ бизона обычно массивнѣе.

Изъ болѣе новыхъ изслѣдованій этому вопросу посвящена одна изъ послѣднихъ работъ Гильцгеймера (11). Онъ возвращается къ взглядамъ Кювье и Рютимейера и указываетъ у зубра рядъ особенностей, по которымъ черепъ его легко отличить отъ черепа бизона, относя сюда общую величину, строеніе роговыхъ стержней, форму слёзной кости, выпуклость лба, строеніе глазницъ и зубного ряда. Однако и здѣсь мы напрасно бы искали точнаго математическаго выраженія этихъ отличій, тѣмъ болѣе, что Гильцгеймеръ обмѣрилъ всего два черепа зубровъ и три черепа бизоновъ. Словомъ, и послѣ появленія работы Гильцгеймера вопросъ о краніологическихъ отличіяхъ зубра и бизона остается также неясенъ, какъ и раньше.

Лично мнѣ удалось изслѣдовать всего по одному черепу бизона и зубра [измѣренія которыхъ приведены въ цитированной выше работѣ (25)] и я былъ бы далекъ отъ мысли придавать какое-либо значеніе подмѣченнымъ мною при этомъ различіямъ между ними, если бы нѣкоторыя изъ нихъ не подтверждались данными, относящимися къ довольно большому числу череповъ зубровъ и бизоновъ въ работѣ Аллена (1).

Сюда относятся два индекса: одинъ выражаетъ отношеніе длины носа къ длинѣ лба, другой—подобное же отношеніе наименьшей ширины лба къ его длинѣ. Воспользовавшись измѣреніями, произведенными Алленомъ, я

получилъ для обмѣренныхъ имъ череповъ самцовъ (у самокъ Bovidae, какъ извѣстно, конфигурація лба и морды нѣсколько иная, чѣмъ у самцовъ) слѣдующія отношенія:

длина носа: длина лба

бизоны—82½, 72¾, 74, 87½, 88½, 83½, 69¼, 85½, 82½, 93½, 81¼, 78¾, 80½, 78½ (M=81,32)

зубры— 77, 67¾, 80, 69 (M=73,43)

наименьшая ширина лба: длина лба

бизоны—109, 102, 102½, 118½, 109½, 117½, 102½, 116, 111, 112, 116½, 111, 115, 109½, 117 (M=111,30)

зубры— 95, 95½, 92½, 100½ (M=95,87)

И въ томъ и въ другомъ случаѣ мы имѣемъ два ряда замѣтно отличающихся своими средними величинами, но заходящими крайними членами одинъ за другой. Отличить представителя одного ряда отъ другого по одному признаку часто невозможно, но нѣсколько подобныхъ признаковъ даютъ уже вполнѣ надежную опору для различенія такихъ формъ другъ отъ друга. Нечего и говорить, что, будь у насъ достаточно матеріала, мы безъ труда могли бы указать такіе же характерные индексы и здѣсь, какъ для заячьихъ череповъ. Но и на основаніи литературныхъ данныхъ видно уже, что краніологическія различія между бизономъ и зубромъ носятъ, повидимому, тотъ же характеръ, какъ и между бѣлякомъ и русакомъ, т. е. относятся къ явленіямъ трансгрессивной измѣнчивости.

Послѣдній примѣръ этого рода, на которомъ мы остановимся уже исключительно на основаніи литературныхъ данныхъ, касается череповъ волка и шакала. Эти два вида также довольно близки другъ къ другу и черепа ихъ отличаются прежде всего величиной, но, какъ отмѣчаетъ Гильцгеймеръ въ своей работѣ о сѣверноафриканскихъ шакалахъ (10), между маленькимъ волкомъ и большимъ шакаломъ это различіе сглаживается, такъ что отъ наиболѣе крупнаго волчьяго черепа къ самому маленькому черепу шакала можно безъ труда подобрать непрерывный рядъ. Очевидно, поскольку дѣло идетъ объ общей величинѣ черепа, различіе выражается лишь въ среднихъ величинахъ ея, а оба ряда и здѣсь заходятъ другъ за друга. Однако, нѣтъ ли

между волкомъ и шакаломъ какихъ-нибудь краніологическихъ отличій специфическаго характера независимо отъ величины?

Попытки найти подобныя различія дѣлались уже не разъ, и ихъ приводитъ между прочимъ въ своей работѣ о доисторическихъ собакахъ Штудеръ (31). Гильцгеймеръ въ упомянутомъ выше изслѣдованіи (10) подвергъ всѣ эти особенности критической провѣркѣ на большомъ числѣ череповъ и пришелъ къ заключенію, что ни одно изъ нихъ не носитъ абсолютнаго характера и не свойственно или только волкамъ или только шакаламъ. „Шакалы и волки (т. е. ихъ черепа)", пишетъ онъ, „заходятъ своими границами другъ за друга", и далѣе: „между волками и шакалами нѣтъ никакой рѣзкой границы" (S. 80).

Если обратиться къ тѣмъ даннымъ, по поводу которыхъ высказано это заключеніе, то мы увидимъ совершенно то же самое, что уже было выяснено нами выше для череповъ бѣляка и русака. Въ таблицѣ III своей работы Гильцгеймеръ приводитъ 4 вычисленные имъ индекса для ряда череповъ волковъ и шакаловъ, выражающіе отношенія различныхъ элементовъ глазницы, при чемъ получаются слѣдующія цифры:

	1	2	3	4
волки	1,23—1,56	1,03—1,28	1,11—1,32	1,31—1,46
шакалы	1,00—1,28	0,90—1,13	1,00—1,29	1,40—1,69

Совершенно ясно, что всѣ они, быть можетъ, за исключеніемъ третьяго, вполнѣ пригодны для отличенія черепа одного вида отъ другого, чего не отрицаетъ и Гильцгеймеръ.

Такимъ образомъ, между волками и шакалами нѣтъ лишь абсолютныхъ различій въ черепѣ, но различія вообще имѣются, только они носятъ характеръ, свойственный многимъ другимъ близкимъ видамъ, выражаясь въ различіи среднихъ величинъ, при чемъ оба ряда нѣсколько заходятъ своими концами другъ за друга, т. е. являются трансгрессивными. Словомъ, и въ этомъ случаѣ мы наблюдаемъ тѣ же отношенія, что и раньше.

Мы далеки, конечно, отъ мысли распространять это заключеніе рѣшительно на всѣ случаи и вполнѣ готовы допустить, что между нѣкоторыми близкими же другъ къ другу видами млекопитающихъ могутъ оказаться и абсолютныя различія въ черепѣ. Такъ это или не такъ въ дѣйствительности, это уже другой вопросъ, который насъ совершенно не интересуетъ. Для нашей цѣли важно было установить, что наличность абсолютныхъ краніологическихъ различій между близкими видами отнюдь необязательна и во многихъ случаяхъ ихъ совершенно нѣтъ, т.е. дѣло ограничивается здѣсь лишь относительными различіями въ среднихъ величинахъ, и имѣетъ мѣсто трансгрессивная измѣнчивость.

Возвратимся теперь къ тому вопросу, котораго мы коснулись въ началѣ этой главы, именно къ вопросу о томъ, имѣются ли извѣстныя краніологическія различія между породами нашихъ домашнихъ животныхъ или нѣтъ. Мы видѣли, что Натузіусъ рѣшительно отрицаетъ ихъ существованіе, но, спрашивается, что при этомъ имѣетъ онъ въ виду—различія лишь абсолютныя или различія вообще? Конечно, лишь первыя, такъ какъ вопросъ о существованіи различій въ среднихъ величинахъ тогда и не поднимался.

Противопоставляя отсутствію различій въ черепѣ у расъ наличность настоящихъ краніологическихъ различій у видовъ, Натузіусъ приводитъ обычно въ видѣ примѣровъ зайца и кролика, овцу и козу и т. д. Однако все это отнюдь не близкіе, а довольно далекіе другъ отъ друга виды, относящіеся къ различнымъ родамъ, существованіе между которыми довольно рѣзкихъ, абсолютныхъ краніологическихъ различій вполнѣ понятно.

Тѣмъ не менѣе можно ли предполагать даже a priori у породъ одного вида существованіе подобныхъ различій въ черепѣ? Конечно, нѣтъ, если многіе близкіе, легко смѣшивающіеся другъ съ другомъ виды въ родѣ бизона и зубра, бѣляка и русака отличаются лишь средними величинами извѣстныхъ особенностей.

Мы не въ правѣ предъявлять къ породамъ одного вида требованій бо́льшихъ, чѣмъ къ самостоятельнымъ близкимъ другъ къ другу видамъ. Слѣдовательно, говорить здѣсь объ абсолютныхъ краніологическихъ различіяхъ совсѣмъ не приходится, и вопросъ сводится лишь къ тому, имѣетъ ли мѣсто здѣсь то, что мы видѣли у зайцевъ, представителей родовъ *Bison* и *Canis*, т. е. чисто относительныя различія въ среднихъ величинахъ извѣстныхъ особенностей. Къ этому вопросу по отношенію къ породамъ кролика мы и должны теперь обратиться.

Переходя къ даннымъ, относящимся къ черепамъ кроликовъ, я долженъ отмѣтить прежде всего ту трудность полученія этого матеріала, съ которой я столкнулся. Мнѣ необходимы были черепа кроликовъ, вполнѣ чистыхъ въ смыслѣ ихъ породы и притомъ относящихся къ болѣе старымъ и уже установившимся породамъ. Въ качествѣ послѣднихъ были намѣчены фландры, бараны, ангорскіе, голландскіе, серебристые, русскіе горностаевые и польскіе кролики. Для полученія череповъ (т. е. головъ) чистокровныхъ кроликовъ этихъ породъ я обращался и лично и оффиціально въ оба существующихъ въ Петроградѣ кролиководныхъ общества, разослалъ рядъ писемъ въ иногороднія хозяйства, руководствуясь справочникомъ о птицеводныхъ и кролиководныхъ хозяйствахъ, изданнымъ Департаментомъ Земледѣлія, наконецъ, обращался ко многимъ, лично мнѣ знакомымъ кролиководамъ. Результатъ по прошествіи $1^1/_2$ лѣтъ оказался не особенно утѣшительный: мною было получено всего около сорока кроличьихъ головъ, правда, принадлежавшихъ, безусловно, породистымъ экземплярамъ. Не могу не выразить здѣсь моей глубокой благодарности тѣмъ лицамъ, которые любезно доставили мнѣ этотъ столь нужный для настоящаго изслѣдованія матеріалъ: прежде всего А. Н. Гиплеру, при посредствѣ котораго мною получено болѣе трети общаго числа головъ, притомъ различныхъ породъ, затѣмъ Ф. Д. Алексѣеву и Е. П. Визенталь (серебристые богатые кролики) и, наконецъ, Ф. К. Анисимову, С. Е. Голубицкому и г. Воронкову (фландры).

Изъ полученныхъ мною череповъ нѣкоторые пришлось откинуть, или какъ дефектные, или какъ принадлежавшіе кроликамъ недавно выведенныхъ породъ, которыя меня не интересовали въ силу ихъ сравнительно малой стойкости (напримѣръ, вѣнскихъ, гаванна). Въ результатѣ въ моемъ распоряженіи осталось всего 30 череповъ, которые распредѣлялись по породамъ слѣдующимъ образомъ:

6 череповъ фландровъ,
3 черепа серебристыхъ шампань,
2 черепа ангорскихъ,
14 череповъ серебристыхъ богатыхъ,
3 черепа польскихъ и
2 черепа русскихъ горностаевыхъ.

Число это, конечно, очень невелико и безусловно недостаточно для установленія краніологическихъ особенностей каждой породы. Однако я не задавался подобной цѣлью и поставленная мною задача была гораздо скромнѣе: именно только установить, существуютъ ли вообще краніологическія различія между породами кроликовъ и, если существуютъ, то въ чемъ они выражаются. Для рѣшенія этого вопроса можно было ограничиться изслѣдованіемъ и этого сравнительно незначительнаго числа череповъ, разъ при этомъ не ставилось цѣлью выработка, такъ сказать, краніологическаго штандарта каждой породы.

Къ тому же выше мы видѣли при обработкѣ измѣреній, относящихся къ черепамъ зайцевъ, что въ большинствѣ случаевъ различіе, подмѣченное первоначально на нѣсколькихъ типичныхъ черепахъ, оказывалось дѣйствительнымъ и при изслѣдованіи значительно большаго ихъ числа. Это обстоятельство позволяетъ думать, что если не всѣ, то хотя бы часть тѣхъ краніологическихъ различій, которыя мы въ состояніи будемъ установить на нашихъ 30 черепахъ, сохранило бы свое значеніе и при изслѣдованіи значительно большаго числа ихъ.

Полученные нами черепа кроликовъ отличались отъ изслѣдованныхъ выше череповъ зайцевъ тѣмъ, что полъ особей, которымъ они принадлежали, былъ въ большин-

ствѣ случаевъ неизвѣстенъ. Однако это обстоятельство лишено какого-бы то ни было значенія: уже рядъ прежнихъ изслѣдователей отмѣчалъ отсутствіе у грызуновъ половыхъ различій въ черепѣ, и въ справедливости этого я имѣлъ возможность также убѣдиться при изслѣдованіи череповъ зайцевъ. На таблицахъ 1—2 выведены среднія величины многихъ промѣровъ отдѣльно для череповъ самцовъ и для череповъ самокъ; сравненіе ихъ другъ съ другомъ показываетъ, что сколько-нибудь замѣтно выраженныя половыя отличія тутъ совсѣмъ не имѣютъ мѣста. Можно, пожалуй, подмѣтить, что размѣры мозгового черепа у самокъ нѣсколько меньше, чѣмъ у самцовъ (сравни, напримѣръ, среднія промѣровъ 7,8,52 у бѣляка, 4,28 у русака и 51 у обоихъ видовъ), но это различіе настолько незначительно, что съ нимъ совершенно невозможно считаться. Это обстоятельство не безразлично и для нашей главной цѣли—изученія наслѣдственной передачи краніологическихъ особенностей, для чего кроликъ является безусловно очень удобнымъ объектомъ.

Что черепа кроликовъ различныхъ породъ замѣтно отличаются другъ отъ друга, въ этомъ не можетъ быть особыхъ сомнѣній, если мы сравнимъ другъ съ другомъ фотографическіе снимки съ различныхъ череповъ, изображенные на нашихъ рисункахъ 5—21. Однако каково это различіе: не сводимо ли оно къ различію въ величинѣ самихъ особей, какъ это принимаетъ К л а т т ъ (12) для породъ собакъ? Для рѣшенія этого вопроса всѣ 30 череповъ были обмѣрены по той же программѣ, какая была выработана нами выше для череповъ зайцевъ, т. е. на каждомъ было сдѣлано 80 измѣреній. Результаты послѣднихъ приведены въ таблицѣ 3.

Обработка этихъ измѣреній производилась тѣмъ же способомъ, что и раньше, т. е. путемъ вычисленія различныхъ индексовъ. Перечислять здѣсь послѣдніе, конечно, не имѣетъ смысла: со многими изъ нихъ, представляющими извѣстный интересъ, мы встрѣтимся дальше, другіе же, послѣ того какъ были вычислены, оказались совершенно нехарактерными, и къ нимъ я болѣе не возвращался.

Первоначально я не касался совсѣмъ измѣреній, относящихся къ отдѣльнымъ черепамъ, а остановился лишь на среднихъ величинахъ промѣровъ для каждой породы, которыя также приведены на нашихъ таблицахъ измѣреній, вездѣ подъ буквой М. Послѣднія сравнивались другъ съ другомъ, конечно, не непосредственно, а тоже были отнесены одна къ другой, выражены также въ видѣ индексовъ.

Большая часть выведенныхъ этимъ путемъ индексовъ, являющихся средними для каждой породы, не представляла никакого интереса для различенія породъ другъ отъ друга. Одни изъ подобныхъ индексовъ почти не измѣнялись у отдѣльныхъ породъ, являясь, повидимому, одинаковыми у всѣхъ представителей вида *Oryctolagus cuniculus;* другіе, напротивъ, измѣнялись, но соотвѣтственно измѣненію величины черепа каждой породы, почему и въ нихъ нельзя было видѣть чего-либо характернаго.

Возьмемъ, напримѣръ, отношеніе длины отъ inion до скулового пункта (26) и отъ скулового до альвеолярнаго пункта (27). Средній индексъ для отдѣльныхъ породъ имѣетъ слѣдующій характеръ: фландры — $55^3/_4$, шампань [1])—56, ангорскіе 58, серебристые [1])—57, польскіе—59, русскіе,—$58^1/_2$. Колебанія, какъ видно, очень незначительныя.—Другой примѣръ: отношеніе наименьшей ширины къ длинѣ лобной кости (58 : 14). Средними индексами здѣсь являются у фландровъ—33, у шампань—33, у ангорскихъ—$35^1/_2$, у серебристыхъ—$34^1/_2$, у польскихъ—35, у русскихъ—35. Въ общемъ, и здѣсь это отношеніе, повидимому, почти постоянно у всѣхъ породъ. Наконецъ, послѣдній промѣръ, касающійся отношенія ширины foramen incisivum (68) къ его длинѣ (18): въ качествѣ средняго индекса получаемъ здѣсь для фландровъ—$32^1/_4$, для шампань $34^1/_2$, для ангорскихъ—$35^1/_4$, для серебристыхъ—$33^1/_2$, для польскихъ—$33^1/_4$ и для русскихъ—34. Число подобныхъ промѣровъ можно было бы во много разъ увеличить, но, конечно, подобныя отношенія для насъ совершенно лишены интереса.

---

[1]) Вездѣ въ дальнѣйшемъ мы будемъ называть серебристыхъ шампань—просто шампань, а серебристыхъ богатыхъ—серебристыми.

Приведемъ здѣсь же нѣсколько примѣровъ того, что средній индексъ у отдѣльныхъ породъ мѣняется, но это измѣненіе находится въ зависимости отъ общей величины черепа и всего животнаго. Въ послѣднемъ отношеніи, какъ видно хотя бы изъ промѣровъ 1 и 2 (базилярная и базальная длина), наши породы располагаются въ томъ именно порядкѣ, котораго мы придерживаемся все время: именно наиболѣе крупными являются фландры, за ними идутъ шампань и ангорскіе, затѣмъ серебристые, при чемъ первые семь череповъ (1—7) крупнѣе другихъ семи (9—16), и, наконецъ, польскіе и русскіе.

Возьмемъ теперь отношеніе наибольшей ширины черепа (50) къ базилярной длинѣ (1). Средній индексъ отдѣльныхъ породъ имѣетъ слѣдующій характеръ: фландры $55^3/_4$, шампань—$56^1/_2$, ангорскіе—$58^1/_2$, первые семь серебристыхъ—57, вторые семь серебристыхъ—$60^1/_2$, польскіе—61 и русскіе—59, т. е. замѣтное возрастаніе съ уменьшеніемъ общей величины черепа. — То же самое имѣетъ мѣсто, если вычислить отношенія хотя бы ширины морды въ альвеолахъ (54) къ длинѣ нёба (17) или же длины зубного ряда (31) къ длинѣ беззубаго пространства (32). Первый индексъ (54 : 17) имѣетъ въ среднемъ слѣдующую величину: фландры—$63^1/_4$, шампань—$67^3/_4$, ангорскіе—$67^1/_2$, серебристые—$69^1/_4$, польскіе—$73^1/_2$ и русскіе—72. Второй индексъ (31 : 32) пріобрѣтаетъ слѣдующій видъ: фландры—$52^1/_2$, шампань—55, ангорскіе—58, первые семь серебристыхъ—56, вторые семь серебристыхъ—$58^1/_2$, польскіе—$63^1/_4$ и русскіе—61.

Подобныя отношенія (число которыхъ, конечно, также легко могло бы быть увеличено) вполнѣ гармонируютъ съ отмѣченной нами выше точкой зрѣнія Клатта, согласно которой различіе въ черепахъ между породами зависитъ прежде всего отъ различія въ величинѣ ихъ представителей. Если бы намъ пришлось ограничиться только приведенными примѣрами, когда индексы или почти не измѣняются или измѣняются параллельно величинѣ черепа и животнаго, то взглядъ Клатта получилъ бы полное подтвержденіе. Однако мы ни въ коемъ случаѣ не можемъ согласиться съ нимъ и приведемъ сейчасъ рядъ индексовъ,

являющихся уже характерными для извѣстныхъ породъ, притомъ совершенно независимо отъ того, какова величина ихъ представителей. При этомъ мы будемъ имѣть дѣло теперь уже не только съ средними индексами каждой породы, но и съ отдѣльными индексами каждаго черепа.

Нѣкоторыя отличія между породами кроликовъ наблюдаются прежде всего въ отношеніи мозгового черепа къ лицевому. Это становится хорошо замѣтно при сравненіи другъ съ другомъ боковыхъ длинъ мозгового (28) и лицевого (29) черепа. Вычислимъ этотъ индексъ для всѣхъ обмѣренныхъ нами череповъ; тогда имѣемъ:

фландры—73 1/2, 71 1/2, 69 1/2, 70, 73 1/2, 69 1/2,	т. е. рядъ 69 1/2—73 1/2 (M = 71 1/4);
шампань—77, 76, 75,	т. е. рядъ 75—77 (M = 76);
ангорскіе—80 1/2, 79,	т. е. рядъ 79—80 1/2 (M = 79 3/4);
серебристые — 71, 72 3/4, 76 1/4, 74 1/4, 76 1/2, 72 3/4, 72 1/4 75, 80 1/2, 77, 77 1/4, 79 3/4, 78, 78,	т. е. рядъ 71—80 1/2, (M = 75 3/4);
польскіе — 79, 80 1/2, 81 1/2	т. е. рядъ 79—81 1/2 (M = 80 1/3);
русскіе—82, 82,	т. е. рядъ 82 (M = 82).

Такимъ образомъ, наименьшую величину этотъ индексъ имѣетъ въ среднемъ у фландровъ, наибольшую у польскихъ и русскихъ, остальные занимаютъ промежуточное положеніе. Однако, возрастаніе его отнюдь не идетъ параллельно съ уменьшеніемъ величины: мы видимъ, что шампань и серебристые, несмотря на ихъ различную величину, въ этомъ отношеніи близки другъ къ другу, напротивъ, ангорскіе, стоящіе по своей величинѣ ближе всего къ шампань, по отношенію боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа тѣсно примыкаютъ къ самымъ мелкимъ породамъ — польскимъ и русскимъ кроликамъ. Все это справедливо, конечно, лишь для среднихъ величинъ индексовъ, крайніе же члены каждаго ряда ихъ, какъ и у зайцевъ, заходятъ за границу ряда индексовъ другой

породы, т. е. различіе и здѣсь носитъ лишь относительный характеръ, относится къ типу трансгрессивной измѣнчивости.

Другая особенность различныхъ породъ, которую мы можемъ также указать въ качествѣ одной изъ характерныхъ и независимыхъ отъ величины, заключается въ отношеніи длины отъ основанія spina palatina до альвеолярнаго пункта (6) къ длинѣ отъ той же точки до середины нижняго края затылочнаго отверстія (7). При этомъ мы сравниваемъ въ сущности тоже длину мозгового и лицевого черепа, но по нижней поверхности черепа (конечно, отношеніе базикраніальной и базифаціальной оси было бы въ этомъ отношеніи пригоднѣе, но оно даетъ менѣе характерные результаты). Вычисляя этотъ индексъ для нашихъ череповъ, имѣемъ:

фландры—106, 108, 109½,
103½, 109½, 107, т. е. рядъ 103½—109½ (M = 107¼);
шампань—107, 102½, 100, т. е. рядъ 100—107 (M = 103);
ангорскіе—94, 91½, т. е. рядъ 91¼—94 (M = 92¾);
серебристые—96¼, 96¼,
96, 94, 98¾, 96¼, 98¾,
102¾, 102¾, 104, 97¼,
100, 100, 102¾, т. е. рядъ 94—104 (M — 99);
польскіе—100, 96, 93¾, т. е. рядъ 93¾—100 (M = 96½);
русскіе—100, 94¼, т. е. рядъ 94¼—100 (M = 97).

Съ точки зрѣнія этого индекса мы можемъ разбить всѣ черепа на три группы: во-первыхъ, черепа фландровъ и шампань, гдѣ онъ больше 100, во-вторыхъ, черепа серебристыхъ, польскихъ и русскихъ, у которыхъ этотъ индексъ колеблется по обѣ стороны 100, и, наконецъ, черепа ангорскихъ, гдѣ онъ ближе уже къ 90. Опять мы имѣемъ, правда снова относительное, но все же замѣтное различіе между представителями различныхъ породъ, несомнѣнно не зависящее отъ величины. Послѣднее становится особенно ясно, если сравнить первые и вторые семь череповъ серебристыхъ кроликовъ другъ съ другомъ. Вторые меньше, но данный индексъ у нихъ больше 100, какъ у фландровъ и шампань, первые, напротивъ, больше, но

отношенія у нихъ обратныя. Къ этому весьма замѣчательному различію представителей одной породы мы вернемся еще въ дальнѣйшемъ.

Переходя отъ этихъ двухъ особенностей общаго характера, т. е. касающихся всего черепа, къ частнымъ, начнемъ съ тѣхъ, которыя наблюдаются въ лицевой части черепа.

Двѣ подобныхъ особенности сосредоточены въ области нёба. Сюда относится прежде всего отношеніе длины нёбнаго участка твердаго нёба (21) къ длинѣ его максиллярнаго отдѣла (20).

Вычисливъ это отношеніе, имѣемъ:

фландры—111, 111, 200, 160,
90, 125, т. е. рядъ 90—200 (M = 133);
шампань—122, 143, 114, т. е. рядъ 114—143 (M = 126);
ангорскіе—60, 78, т. е. рядъ 60—78 (M = 69);
серебристые—100, 86, 44½,
133, 86, 100, 116½, 133,
143, 100, 100, 75, 100, 100, т. е. рядъ 44½—143 (M = 101);
польскіе—66½, 66½, 75, т. е. рядъ 66½—75 (M = 69⅓);
русскіе—40, 62½, т. е. рядъ 40—62½ (M = 51¼).

Здѣсь мы видимъ приблизительно ту же картину, что и въ случаѣ отношенія боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа: наибольшую величину данныхъ индексовъ у фландровъ и шампань (гдѣ они больше 100) и наименьшую у польскихъ и русскихъ (гдѣ они ближе къ 60); серебристые занимаютъ промежуточное положеніе, ангорскіе же ближе не къ шампань или серебристымъ, сходнымъ съ ними по величинѣ, а къ наиболѣе мелкимъ породамъ—польскимъ и русскимъ кроликамъ.

Вторая особенность касается отношенія передней и задней ширины зубного ряда другъ къ другу (70:71). При этомъ мы имѣемъ:

фландры—93, 84, 84, —,
90½, 79½, т. е. рядъ 79½—93 (M=86);
шампань—93½, 89½, 89½, т. е. рядъ 89½—93½ (M = 90¾);
ангорскіе—96½, 89½, т. е. рядъ 89½—96½ (M = 93);

серебристые — 96 1/2, 81 1/2,
84 1/2, 92 1/2, 92 1/2, 85 1/4,
84 1/2, 82, 85 1/4, 84, 85 1/4,
84, 85 1/4, 92 1/2, т. е. рядъ 81 1/2—96 1/2 (M = 86 3/4);
польскіе—84 1/2, 77, 82 1/2, т. е. рядъ 77—84 1/2 (M = 81 1/3);
русскіе—82, 77, т. е. рядъ 77—82 (M — 79 1/2).

По отношенію къ этому индексу мы снова, очевидно, должны разбить всѣ изслѣдованные нами черепа на 3 группы: въ первую съ наиболѣе высокимъ указателемъ (въ среднемъ выше 90) входятъ ангорскіе и шампань, во вторую серебристые и фландры, въ третью съ самымъ низкимъ указателемъ (около 80) польскіе и русскіе. Конечно, какъ и въ случаѣ другихъ индексовъ, группы эти связаны постепенными переходами, различаясь лишь своими средними величинами, т. е. мы имѣемъ дѣло, какъ и всюду, съчисто относительнымъ различіемъ трансгрессивнаго характера.

Послѣдняя характерная особенность лицевого черепа, на которой мы остановимся, касается отношенія длины скуловой дуги (36) къ косой длинѣ носовой кости (35) Этотъ индексъ у изслѣдованныхъ нами череповъ имѣетъ слѣдующій видъ:

фландры — 89, 82, 87 1/4,
92, 91 3/4, 93, т. е. рядъ 82—93 (M = 89);
шампань—92 3/4, 99, 97 3/4, т. е. рядъ 92 3/4—99 (M = 96 1/2);
ангорскіе—87 1/4, 90 1/4, т. е. рядъ 87 1/4—90 1/4 (M = 88 3/4);
серебристые — 92 1/4, —,
—, —, 92, 94 1/4, 95 1/4,
91 1/2, 97 1/2, 101 1/4, 91,
100, 97 1/2, 90 1/2, т. е. рядъ 90 1/2—101 1/4 (M = 94 3/4);
польскіе—92, 96, 94 1/4, т. е. рядъ 92—96 (M = 94);
русскіе—89 3/4, 93 1/2, т. е. рядъ 89 3/4—93 1/2 (M = 91 3/4).

Здѣсь, такимъ образомъ, приходится противопоставить фландровъ и ангорскихъ, у которыхъ этотъ указатель въ среднемъ ниже 90, всѣмъ остальнымъ породамъ, у которыхъ онъ, напротивъ, выше этого числа, хотя у отдѣльныхъ представителей каждой породы данный индексъ можетъ быть какъ меньше, такъ и больше 90.

Что касается до спеціальныхъ отличій въ мозговомъ черепѣ, то ихъ здѣсь можно указать гораздо меньше и притомъ они сосредоточены въ самой задней его части. При просмотрѣ череповъ здѣсь бросается прежде всего въ глаза форма (т. е. отношеніе наибольшей ширины къ длинѣ), во-первыхъ, межтемянной кости и, во-вторыхъ лежащей сзади нея затылочной платформы (см. рис. 5—15). Однако эти указатели при ближайшемъ изслѣдованіи оказались не особенно характерными, почему мы и не будемъ на нихъ останавливаться. Отмѣтимъ лишь, что по конфигураціи затылочной платформы ангорскіе кролики, какъ и по отношенію ко многимъ другимъ особенностямъ, стоятъ особнякомъ и во всякомъ случаѣ ближе въ этомъ отношеніи къ польскимъ и русскимъ, чѣмъ къ остальнымъ.

Гораздо характернѣе два другихъ индекса, относящіеся уже къ затылку, именно отношеніе его большой высоты (41) къ наибольшей ширинѣ (52), а также отношеніе между малой высотой затылка, отъ inion до opisthion (42), и высотой затылочнаго отверстія (43).

Вычисляя первый изъ нихъ (41 : 52), получаемъ:

фландры—67 1/4, 72, 64 1/4,
70 1/2, 68 1/4, 68 3/4, т. е. рядъ 64 1/4—72 (M = 68 1/2);
шампань—66 1/2, 72, 73, т. е. рядъ 66 1/2—73 (M = 70 1/2);
ангорскіе—66 1/2, 68 3/4, т. е. рядъ 66 1/2—68 3/4 (M = 67 1/2);
серебристые—66 1/2, 66 1/2,
67 1/4, 63, 72 1/2, 71 1/2, 66 1/2,
68, 70 1/2, 72 1/4, 68 1/2, 66,
64 1/2, 64, т. е. рядъ 63—72 1/2 (M = 67 3/4);
польскіе—75, 75, 75, т. е. рядъ 75 (M = 75);
русскіе—73, 72 1/4, т. е. рядъ 72 1/4—73 (M = 72 1/2).

Мы встрѣчаемся здѣсь, такимъ образомъ, съ новымъ явленіемъ, именно съ тѣмъ, что всѣ породы въ отношеніи даннаго индекса почти одинаковы (у нихъ онъ въ среднемъ ниже 70) за исключеніемъ двухъ—польскихъ и русскихъ, гдѣ этотъ индексъ уже выше 70. То же самое имѣетъ мѣсто и для другого упомянутаго выше затылочнаго индекса (42 : 43), только здѣсь своеобразное положеніе по отношенію ко всѣмъ другимъ породамъ занимаютъ уже не самые

мелкіе кролики, польскіе и русскіе, а наиболѣе крупные, именно фландры.

Вычисляя этотъ индексъ, имѣемъ:

фландры—95½, 125, 110,
150, 165, 144½, т. е. рядъ 95½—165 (M = 131½);
шампань—95¼, 95¼, 87, т. е. рядъ 87—95¼ (M = 92½);
ангорскіе—110, 91, т. е. рядъ 91—110 (M = 100½);
серебристые — 90½, 100,
72¾, 69½, 75, 69½,
81¾, 90, 90, 95, 85, 59,
80, 76, т. е. рядъ 59—100 (M = 81);
польскіе—81, 90, 70, т. е. рядъ 70—90 (M = 80⅓);
русскіе—90, 90, т. е. рядъ 90 (M = 90).

Такимъ образомъ, лишь у фландровъ этотъ индексъ значительно выше 100. Происходитъ это въ силу того, что у нихъ малая высота затылка, т. е. разстояніе отъ inion до opisthion (42), обыкновенно значительно больше высоты затылочнаго отверстія (43); это же вызывается въ свою очередь тѣмъ, что абсолютная величина послѣдняго промѣра у фландровъ сравнительно невелика, такъ какъ верхній край затылочнаго отверстія обычно не имѣетъ вырѣзки, присущей другимъ породамъ (см. рис. 16—21). Эту особенность подмѣтилъ также Дарвинъ у лопоухихъ кроликовъ (барановъ), о чемъ мы скажемъ дальше еще нѣсколько словъ.

Послѣднія двѣ особенности при желаніи можно поставить въ связь съ величиной данныхъ породъ, т. е. съ тѣмъ, что польскіе и русскіе кролики являются самыми мелкими породами, а фландры (какъ и бараны) относятся, напротивъ, къ самымъ крупнымъ. Мы не будемъ оспаривать этой возможности и даже готовы заранѣе согласиться съ ней. Однако намъ кажется, что, если какая-нибудь особенность, не стоящая въ прямой зависимости отъ величины, присуща только одной породѣ, то ее непремѣнно слѣдуетъ отмѣтить, какъ хорошее расовое отличіе, независимо отъ того, вліяетъ ли на ея появленіе общая величина черепа или нѣтъ.

Какъ бы то ни было, если даже оставить два послѣднихъ индекса въ сторонѣ, мы имѣемъ все же пять

разобранныхъ выше другихъ индексовъ, отъ величины независящихъ и позволяющихъ провести различіе между черепами отдѣльныхъ породъ кроликовъ, представителей которыхъ намъ удалось изслѣдовать. Если же присоединить къ нимъ и два послѣднихъ индекса, мы получаемъ ихъ уже семь, т. е. почти въ два раза больше, чѣмъ то число, которое позволяетъ отличить черепъ бѣляка отъ черепа русака.

Конечно, мною было изслѣдовано слишкомъ малое число череповъ, и это обстоятельство можетъ вызвать сомнѣніе, насколько, дѣйствительно, характерны данные индексы? Однако выше уже было отмѣчено, что цѣлью настоящаго изслѣдованія является отнюдь не установленіе краніологическихъ особенностей породъ кроликовъ, не выработка ихъ краніологическаго штандарта, а лишь выясненіе вопроса, каковы отличія череповъ у отдѣльныхъ породъ другъ отъ друга.

Съ этой точки зрѣнія для насъ безразлично, дѣйствительно ли справедливы всѣ семь найденныхъ нами индексовъ, или же при изслѣдованіи большаго матеріала часть ихъ пришлось бы отбросить и замѣнить какими нибудь другими. Для насъ важно лишь, что эти индексы уясняютъ намъ сущность краніологическихъ различій между породами, а въ хотя бы частичной справедливости ихъ не можетъ быть никакихъ сомнѣній.

Особенно доказательна въ этомъ отношеніи та аналогія, которая бросается въ глаза между индексами, характеризующими виды зайцевъ, и индексами, характерными для отдѣльныхъ породъ кроликовъ. Для первыхъ мы пользовались такими промѣрами: боковыя длины мозгового и лицевого черепа, длина твердаго нёба и ширина foramen incisivum, длина зубного ряда и беззубаго пространства, длина скуловой дуги и косая длина носовой кости. Для индексовъ, характеризующихъ кроличьи породы, мы должны брать также боковыя длины мозгового и лицевого черепа, разстоянія отъ основанія spina palatina до альвеолярнаго пункта и basion, отношеніе отдѣловъ твердаго нёба другъ къ другу и передней ширины зубного ряда къ ея задней ширинѣ, снова длину скуловой дуги и косую длину но-

совой кости и, наконецъ, оба разобранныхъ выше затылочныхъ индекса. Въ этомъ отношеніи мы вполнѣ можемъ подтвердить глубоко вѣрное замѣчаніе Дарвина (6), когда онъ говоритъ: „замѣчательно, впрочемъ (какъ ясное доказательство закона, что разновидности одного вида часто принимаютъ признаки другихъ видовъ того же рода), что, сравнивая черепа 10 видовъ зайцевъ въ Британскомъ Музеѣ, я нашелъ, что они отличаются другъ отъ друга преимущественно тѣми же признаками, которыми отличаются и домашніе кролики“ (стр. 78).

Конечный выводъ, къ которому мы теперь приходимъ, вполнѣ подтверждаетъ этотъ законъ, отмѣченный еще Дарвиномъ. Краніологическія различія между породами кроликовъ носятъ тотъ же характеръ, какъ и подобныя же различія между близкими другъ къ другу видами, хотя бы зайцевъ, выражаясь въ различіи среднихъ величинъ извѣстныхъ особенностей, т. е. носятъ чисто относительный характеръ и относятся къ явленіямъ трансгрессивной измѣнчивости.

Однако прежде чѣмъ покончить съ черепами кроликовъ мы должны коснуться еще одного пункта. До сихъ поръ насъ интересовали различія между черепами отдѣльныхъ породъ кролика, а отнюдь не самыя породы. Однако изслѣдованіе череповъ даетъ нѣкоторыя интересныя данныя и для характеристики породъ. Сюда относится прежде всего то изолированное положеніе, которое занимаютъ среди представителей другихъ породъ по строенію своего черепа ангорскіе кролики. Правда, ихъ череповъ было у меня слишкомъ мало, но все же обстоятельство это не мѣшаетъ отмѣтить. Затѣмъ бросается въ глаза громадное сходство всѣхъ характерныхъ индексовъ у польскихъ и русскихъ кроликовъ. Это, вѣроятно, не стоитъ въ связи съ ихъ величиной, такъ какъ близки другъ къ другу по размѣрамъ, напримѣръ, ангорскіе и шампань, а объясняется, быть можетъ, происхожденіемъ польской породы отъ русской, какъ это принимается нѣкоторыми. Еще болѣе интересно для насъ различіе, наблюдаемое въ предѣлахъ

одной породы, именно среди серебристыхъ богатыхъ кроликовъ.

Послѣднихъ я имѣлъ довольно много, именно 14 череповъ, при чемъ первые семь были получены мною черезъ посредство Ф. Д. Алексѣева изъ одного хозяйства въ Витебской губерніи, другіе же изъ петроградскаго кролиководства Е. П. Визенталь. Черепа въ предѣлахъ каждой партіи были очень похожи другъ на друга, но представители одной партіи даже безъ измѣреній, на глазъ, замѣтно отличались отъ представителей другой (ср. рис. 10, 11, 12, на которыхъ изображены черепа витебскихъ кроликовъ, и рис. 13, 14, 15, изображающіе черепа кроликовъ Е. П. Визенталь).

Измѣренія, произведенныя на этихъ черепахъ, еще болѣе подтвердили наличность этого различія. Здѣсь дѣло отнюдь не ограничивается отмѣченнымъ уже выше различіемъ въ величинѣ (первые семь крупнѣе другихъ семи полученныхъ отъ Е. П. Визенталь), а распространяется и на другія особенности. Мы говорили уже, что второй, изъ нашихъ характерныхъ индексовъ (6:7) довольно сильно отличается у обѣихъ партій серебристыхъ: у первыхъ онъ ниже 100, у вторыхъ выше этого числа. То же самое можно подмѣтить и среди другихъ особенностей; не перечисляя ихъ всѣхъ, приведемъ еще два примѣра. Возьмемъ отношеніе длины твердаго нёба (19) къ его ширинѣ (69) (въ общемъ, довольно однообразное у представителей различныхъ породъ): для первыхъ семи серебристыхъ этотъ индексъ образуетъ рядъ $48^1/_4$—$53^3/_4$ (M=51), для вторыхъ $53^3/_4$—$66^1/_2$ (M=58), т. е. наблюдается довольно замѣтное различіе. Другой примѣръ касается отношенія ширины межтемянной кости (56) къ ея длинѣ (12): первые семь серебристыхъ образуютъ рядъ 28—39 (M=$35^1/_2$), вторые же семь (отъ Е. П. Визенталь) рядъ $33^1/_2$—$44^1/_2$ (M=40).

Этихъ примѣровъ достаточно, чтобы показать, что довольно существенныя краніологическія различія могутъ наблюдаться и въ предѣлахъ одной породы, между ея отдѣльными кровными линіями, говоря языкомъ современной генетики. Чѣмъ объясняется это явленіе и не противо-

рѣчитъ ли оно существованію краніологическихъ различій между породами?

Конечно, нѣтъ и если вдуматься въ истинное положеніе вещей, то мы быстро поймемъ, что иначе и быть не можетъ. Въ самомъ дѣлѣ въ природѣ представители каждаго вида скрещиваются лишь съ себѣ подобными особями, и смѣшеніе двухъ близкихъ видовъ хотя бы случаѣ съ бѣлянкомъ случается очень рѣдко. Благодаря этому, краніологическія особенности каждаго вида являются обыкновенно постоянными. Совершенно иное имѣетъ мѣсто съ породами нашихъ домашнихъ животныхъ скрещиваніями которыхъ управляетъ человѣкъ здѣсь постоянно имѣетъ мѣсто смѣшеніе различныхъ породъ и нерѣдко формы, относящіяся къ одной и той же породѣ имѣютъ въ прошломъ совершенно различное историческое происхожденіе.

Что говоритъ намъ въ частности фактъ различія череповъ серебристыхъ кроликовъ полученныхъ отъ двухъ хозяйствъ, при сходствѣ череповъ происходящихъ отъ одного хозяйства? Разумѣется здѣсь просто имѣли мѣсто различныя скрещиванія которымъ подвергались предки тѣхъ и другихъ кроликовъ и благодаря этому въ каждой изъ подобныхъ линій вновь свой типъ черепа хотя во многомъ послѣдніе. Какъ мы видѣли выше вполнѣ сходны другъ съ другомъ. На помощь этому пришло вѣроятно и то обстоятельство, что „серебристость" относится къ числу доминирующихъ особенностей, что облегчаетъ подмѣсь къ серебристымъ кроликамъ крови другихъ породъ. Напротивъ, „англійскій" характеръ шерсти этой породы рецессивенъ и, благодаря этому, скрещиваніе съ другими формами у нея рѣже имѣютъ мѣсто, отчего быть можетъ, черепа англійскихъ кроликовъ болѣе замѣтно отличаются отъ другихъ и должны быть болѣе однотипными.

Мы приходимъ такимъ образомъ къ выводу, что краніологическія особенности породъ кроликовъ и другихъ домашнихъ животныхъ имѣютъ тотъ же характеръ что и у близкихъ другъ къ другу видовъ сводясь къ различію

извѣстныхъ среднихъ величинъ. Однако, расовыя отличія въ черепѣ отличаются отъ видовыхъ бо́льшимъ непостоянствомъ, что объясняется постоянными скрещиваніями, происходящими между породами. Выяснить законы, управляющіе этими скрещиваніями, поскольку они отражаются на черепѣ, и составляетъ нашу главную цѣль, ради которой и было произведено настоящее изслѣдованіе.

Въ заключеніе, мы не можемъ не коснуться здѣсь той единственной до сихъ поръ попытки установить краніологическія особенности породъ кролика, о которой мы упоминали и которая принадлежитъ Ч. Дарвину. Ч. Дарвинъ сравниваетъ въ своей книгѣ объ измѣненіи животныхъ и растеній въ состояніи одомашненія (6) черепъ лопоухаго и черепъ дикаго кролика, касаясь попутно череповъ нѣкоторыхъ другихъ породъ (ангорскаго, серебристаго). Бывшій въ его распоряженіи матеріалъ былъ очень невеликъ, но все же онъ отмѣтилъ у лопоухаго кролика рядъ особенностей въ черепѣ по сравненію съ дикимъ (удлиненіе черепа сравнительно съ шириной, надглазничныя пластинки, задній конецъ скуловой дуги, форма межтемянной кости, затылочной платформы, затылочнаго отверстія и слухового прохода). Черепа другихъ породъ, по Дарвину, представляютъ по отношенію къ этимъ особенностямъ рядъ градацій между черепомъ лопоухой породы и черепомъ дикаго кролика.

Эти данныя вызвали рѣзкую критику со стороны Г. Натузіуса въ его книгѣ о лепоридахъ (21). Разобравъ всѣ указанныя Дарвиномъ различія, этотъ авторъ рѣшительно отказывается видѣть въ нихъ особенности отдѣльныхъ породъ, считая, что краніологическихъ различій между породами вообще не существуетъ.

Въ настоящее время мы должны рѣшительно стать на сторону Дарвина противъ Натузіуса. Другой вопросъ, насколько вѣрны тѣ отличія, которыя указывалъ въ свое время Дарвинъ, и со многими изъ нихъ, дѣйствительно, трудно согласиться. Напримѣръ, мы знаемъ,

что удлиненіе черепа по сравненію съ шириной, наглядно выражающееся въ индексѣ (50:1), едва ли является расовой особенностью, а зависитъ отъ общей величины черепа. Но, повторяемъ, дѣло совсѣмъ не въ этомъ. Важенъ самый фактъ наличности извѣстныхъ краніологическихъ различій между породами и ихъ аналогіи съ подобными же различіями между видами, который не укрылся отъ проницательнаго взгляда Дарвина и былъ совершенно правильно отмѣченъ имъ.

Насколько однако мы можемъ распространить нашъ выводъ, сдѣланный на основаніи изученія череповъ кроликовъ, на другихъ домашнихъ животныхъ? Носятъ ли и у нихъ различія въ черепѣ между породами подобный же чисто относительный характеръ?

Для отвѣта на эти вопросы намъ приходится обратиться уже къ литературнымъ даннымъ, которыя однако очень неполны и среди нихъ почти нѣтъ изслѣдованій, гдѣ бы были даны измѣренія достаточнаго количества череповъ различныхъ породъ какой-нибудь одной домашней формы. Рѣдкимъ исключеніемъ въ этомъ отношеніи среди большинства работъ по краніологіи домашнихъ животныхъ является изслѣдованіе Штудера о доисторическихъ собакахъ (31), въ которомъ авторъ даетъ также измѣренія череповъ и очень многихъ представителей современныхъ домашнихъ собакъ, которыми мы и могли воспользоваться для нашей цѣли.

Мы остановились изъ нихъ лишь на нѣкоторыхъ типичныхъ породахъ, оставивъ остальныя въ сторонѣ, и, воспользовавшись измѣреніями Штудера, подвергли ихъ нашей обычной обработкѣ по методу индексовъ. Изъ изслѣдованныхъ Штудеромъ породъ были выбраны шпицы (l. c. стр. 36), пинчеры (l. c. стр. 40), таксы (l. c. стр. 98), лягавыя (l. c. стр. 94), нью-фаундлэнды (l. c. стр. 40) и сенъ-бернары (l. c. стр. 64—66). Замѣтимъ, что по общей величинѣ черепа представители этихъ породъ располагаются въ томъ же порядкѣ, при чемъ меньше всего черепъ у шпицевъ и наиболѣе великъ онъ у сенъ-бернаровъ. Средняя базилярная длина у изслѣдованныхъ Штудеромъ череповъ этихъ породъ имѣетъ слѣдующій видъ: шпицы—130,16,

пинчеры—135,42, таксы—135,60, лягавыя—189,14, ньюфаундлэнды—192,66, сенъ-бернары—206,93.

Штудеръ производилъ на каждомъ черепѣ всего 20 промѣровъ, почему и число индексовъ, которые мы могли на основаніи ихъ вычислить, было очень невелико. Большинство изъ нихъ оказалось, какъ и у кроликовъ, совершенно нехарактерными для отдѣльныхъ породъ: или почти постоянными или, чаще, въ большей или меньшей степени измѣняющимися въ зависимости отъ общей величины черепа.

Таково, напримѣръ, отношеніе наибольшей ширины черепа къ базилярной длинѣ (10:1); въ среднемъ у различныхъ породъ оно таково: шпицы—69,33, пинчеры—67,32, таксы—67,40, лягавыя—60,46, ньюфаундлэнды—63,16, сенъ-бернары—64,00, т. е. здѣсь наблюдается уменьшеніе его по мѣрѣ увеличенія размѣровъ черепа. Другой примѣръ: отношеніе наименьшей ширины лобной кости къ наибольшей ширинѣ ея между вершинами processus orbitales (11:12); оно имѣетъ слѣдующій видъ: шпицы—77,16, пинчеры—77,14, таксы—76,90, лягавыя—67,78, ньюфаундлэнды—60,62, сенъ-бернары—64,00.

Эти примѣры доказываютъ справедливость сдѣланнаго выше замѣчанія о неудобствѣ ограничиваться малымъ числомъ измѣреній, среди которыхъ могутъ оказаться малохарактерныя. Именно это и случилось со Штудеромъ: онъ приводитъ всего 20 промѣровъ, считая именно ихъ „существенными“ (wesentliche), обработка же этихъ измѣреній по методу индексовъ показываетъ, что больше половины изъ нихъ нехарактерны, такъ какъ отражаютъ въ себѣ лишь общую величину черепа. Преимущество нашего способа — произвести возможно большее число измѣреній на маломъ числѣ (типичныхъ) череповъ и затѣмъ повторить лишь нѣкоторыя измѣренія на всѣхъ черепахъ—ясно само собой.

Тѣмъ не менѣе кромѣ промѣровъ, отражающихъ въ себѣ лишь общую величину черепа, мы находимъ у Штудера и нѣсколько такихъ, которые характеризуютъ породы независимо отъ ихъ величины. Укажемъ среди нихъ на два особенно характерныхъ для собакъ индекса: первый

касается отношенія длины лицевого черепа къ длинѣ мозгового (15 : 14), второй подобнымъ же образомъ выражаетъ отношеніе ширины нёба къ его длинѣ (7 : 6). Приведемъ колебанія обоихъ у выбранныхъ нами породъ:

	шпицы:	пинчеры:	таксы:
(15 : 14)	$79^3/_4$—92 (M = 89,16)	$84^1/_2$—100 (M = 88,96)	$90^1/_2$—100 (M = 94,95)
	лягавыя:	ньюфаундлэнды:	сенъ бернары:
(15 : 14)	$89^1/_2$—$99^1/_2$ (M = 95,28)	$82^1/_2$—$98^1/_2$ (M = 90,50)	$83^1/_2$—$111^3/_4$ (M = 98,36)
	шпицы:	пинчеры:	таксы:
(7 : 6)	$56^1/_2$—64 (M = 59,75)	$54^1/_4$—$67^1/_4$ (M = 59,92)	$48^3/_4$—59 (M = 54,75)
	лягавыя:	ньюфаундлэнды:	сенъ бернары:
(7 : 6)	$49^1/_2$—$54^1/_2$ (M = 52,28)	46—56 (M = 52,00)	50—$61^1/_2$ (M = 55,83).

По отношенію къ обоимъ индексамъ бросается въ глаза ихъ сходство у шпицевъ и пинчеровъ и различіе этихъ двухъ породъ отъ таксъ, несмотря на почти одинаковые размѣры черепа у всѣхъ трехъ породъ. Съ другой стороны, таксы стоятъ въ этихъ отношеніяхъ довольно близко къ лягавымъ собакамъ, черепъ которыхъ уже значительно больше. Этого нельзя не поставить въ связь съ тѣмъ, что и по Штудеру шпицы особенно близки къ пинчерамъ, относясь съ ними къ группѣ *Canis palustris,* таксы же, напротивъ, къ лягавымъ (группа *C. intermedius*). Такимъ образомъ, въ лицѣ этихъ двухъ индексовъ мы имѣемъ краніологическія отличія, совершенно независящія отъ величины. Что они носятъ тотъ же характеръ, какъ и у кроликовъ, т. е. сводятся лишь къ различію среднихъ величинъ, при чемъ отдѣльные ряды заходятъ своими границами другъ за друга, ясно при одномъ взглядѣ на приведенныя выше цифры.

Кроликъ и собака являются во многомъ полными антиподами среди нашихъ домашнихъ животныхъ. Число породъ у перваго невелико, онѣ довольно похожи другъ на друга и, повидимому, происходятъ отъ одного дикаго вида. Напротивъ, число породъ собакъ громадно, еще

болѣе велики ихъ отличія другъ отъ друга [„plus fortes, que celles d'aucunes espèces sauvages d'un même genre naturel“ по старинному замѣчанію Кювье (5. T. I. стр. 205)], да и происходятъ онѣ во всякомъ случаѣ не менѣе, какъ отъ двухъ видовъ. Тѣмъ бо̀льшее значеніе получаетъ совпаденіе данныхъ, полученныхъ на основаніи изученія череповъ подобныхъ формъ, почему мы съ полнымъ правомъ можемъ распространить нашъ выводъ съ кроликовъ и собакъ на всѣхъ вообще домашнихъ животныхъ [1]).

Нельзя въ заключеніе не отмѣтить, что черепа всѣхъ тѣхъ формъ, на которыхъ мы останавливались болѣе подробно, т. е. зайцевъ, кроликовъ, собакъ, обнаруживаютъ рядъ общихъ особенностей. Многіе промѣры на черепѣ оказываются у всѣхъ этихъ животныхъ совершенно нехарактерными и выведенные изъ нихъ индексы лишь отражаютъ измѣненія общей величины черепа. Укажемъ, въ видѣ примѣра этого явленія, хотя бы на отношеніе наибольшей ширины черепа къ его базилярной длинѣ или на такое же отношеніе для мозгового черепа, зависящее всецѣло отъ величины черепа и у кроликовъ и у собакъ. Напротивъ, другіе промѣры и связывающіе ихъ индексы играютъ важную роль для различенія какъ породъ собакъ и кроликовъ, такъ и близкихъ къ нимъ дикихъ видовъ. Сюда принадлежитъ прежде всего отношеніе длины мозгового черепа къ длинѣ лицевого, съ котораго мы начинали разборъ всѣхъ характерныхъ краніологическихъ отличій; насколько можно судить по работамъ Штудера

[1]) Когда эти строки уже были въ печати я получилъ отъ А. А. Браунера его работу о лошади курганныхъ погребеній (А. Браунеръ. Матеріалы къ познанію домашнихъ животныхъ Россіи. 1. Лошадь курганныхъ погребеній Тираспольскаго уѣзда Херсонской губ.— Зап. Имп. Общ. Сельск. Хоз. Южной Россіи. 86. кн. 1. 1916). Въ этой прекрасной работѣ, на данныхъ которой я не могу уже, къ сожалѣнію, остановиться болѣе подробно, авторъ даетъ на основаніи литературныхъ источниковъ характеристику различныхъ лошадиныхъ породъ по отношенію къ ихъ главнымъ краніологическимъ особенностямъ. Получается та же картина, что и у породъ кролика или собаки, т. е. наличность опредѣленныхъ различій, которыя носятъ однако трансгрессивный характеръ.

Примѣчаніе во время печатанія.

и Гильцгеймера, оно такъ же важно и для различенія череповъ шакаловъ и волковъ другъ отъ друга. Подобнымъ же образомъ у всѣхъ затронутыхъ нами формъ важную роль играли различныя измѣренія и индексы, относящіеся къ области нёба.

Все это наглядно показываетъ, что измѣнчивость черепа у самыхъ различныхъ формъ зависитъ отъ какихъ-то общихъ законовъ, подъ вліяніемъ которыхъ часть элементовъ черепа обнаруживаетъ сильный консерватизмъ, измѣняясь лишь въ зависимости отъ общей величины или даже не измѣняясь совсѣмъ; напротивъ, другіе элементы его гораздо болѣе измѣнчивы, и именно они то и создаютъ краніологическія отличія отдѣльныхъ видовъ и породъ. Здѣсь мы можемъ лишь отмѣтить наличность даннаго явленія, болѣе же подробный разборъ его уже не входитъ въ нашу задачу.

Сентябрь 1915 года.

Таблицы измѣреній.

1. L e

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂
1	Базилярная длина	70,5	74	77	77	78
2	Базальная „	72	76,5	79,5	78,5	81
3	Наибольшая длина черепа	91	95,5	99,5	98	99
4	Верхняя длина мозгового черепа	64,5	67	71,5	69	70,5
5	„ „ лицевого „	42	45	46,5	48	47
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	36,5	37,5	39	40	40,5
7	Отъ basion до основанія spina palatina	37,5	41	43	42	43,5
8	Базикраніальная ось	24	26,5	27	26	27.5
9	Базифаціальная ось	52,5	53,5	57	58	57
10	Отъ inion до lambda	15	13	15	14	14
11	Длина затылочной платформы	—	—	—	—	—
12	„ межтемянной кости	—	—	—	—	—
13	„ sutura sagittalis	19	20	20	22	19,5
14	„ „ frontalis	37	39	42	40,5	42
15	„ „ nasalis	29	32	32	35	31,5
16	„ носового отверстія	13	14	15,5	14,5	15
17	„ нёба	33.5	34	36	37	36
18	„ foramen incisivum	22	24	23,5	26	24
19	„ твёрдаго нёба	7,5	7	7,5	7,5	7,5
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	5,5	5	6	5,5	5.5
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina	2,5	2,5	2	2	2

n i d u s L.

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
76	73	78	74	75,5	75,77	70	74	80	77	75,5	77	78,5	79	76,5	76,50	76,19
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
65.5	65	66,5	66,5	69	67,50	64,5	66	70,5	67	66	68,5	71	67,5	67	67,71	67,62
49	45	46	47	49	46,77	45,5	44,5	50,5	48	48	45	48	47	48,5	47,00	46,90
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25,5	24,5	27	25	26,5	26,05	24,5	24,5	27,5	24,5	25	25	27,5	25	26	25,55	25,76
58	56	58	55	56	56,44	53,5	55	60	58,5	58	58,5	58	60,5	58	57,70	57,16
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	20	21	21	21	20,11	20	18,5	21,5	21,5	20,5	20	20	21,5	20	20,42	20,28
37	37	38	38	39,5	39,16	37,5	39,5	41,5	37	37	41,5	41	38	39	39,16	39,16
33,5	33	32	30,5	33,5	32,05	32,5	31	36	33,5	33,5	30	34	35	35	33,20	32,71
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23,5	24	23,5	24	23	23,88	22,5	23,5	27,5	24	24	25	25	25	24,5	24,62	24,30
7	7	8	7	7,5	7,33	7	7,5	7,5	7,5	7	6,5	7,5	8	9	7,54	7,45
5	5	6	4,5	5	5,22	5	5	6	5,5	5	4,5	5	5,5	6	5,41	5,33
2	2	2	2,5	2,5	2,22	2	2	1,5	2	2	2	3	2,5	2,5	2,16	2,19

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis spheno-basilaris	27,5	29,5	31	30	30,5
23	Длина хоанъ	14,5	15	15,5	16,5	17
24	„ клиновидныхъ костей	18	21	20	19	20
25	„ basioccipitale	11,5	13,5	14	13	14
26	Отъ inion до скулового пункта	39,5	41	42	42	41
27	„ скулового до альвеолярнаго пункта	67	68	72,5	72,5	72,5
28	Боковая длина мозгового черепа	37	37	39,5	39	38
29	„ „ морды	42	43	45	44,5	45,5
30	Длина глазницы	29	30,5	32,5	33,5	33
31	„ зубного ряда	18,5	18,5	20	19,5	20
32	„ беззубаго пространства	25	27	27	29	27
33	Верхняя длина межечелюстной кости	47,5	50	53	54	55
34	Нижняя „ межчелюстной „	19	19	20,5	20,5	20
35	Косая длина носовой кости	36	39,5	40,5	42,5	43
36	Длина скуловой дуги	38	40	41	41—39	42
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	12	11,5	13	12—13	11,5
38	Длина bulla tympani	11,5	11	12	12	11,5
39	„ надглазничной дуги	—	—	20—21	—	20
40	„ слёзной кости	—	—	—	16	—
41	Большая высота затылка	22	23	24	23	22
42	Малая „ „	8,5	9,5	10,5	10	9,5
43	Высота затылочнаго отверстія	14	13,5	13,5	13,5	12
44	Отъ середины synchondrosis spheno-basilaris до lambda	28	28	30	28	28

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36,5	37	37,5	37	37	37,16	36	36	38	36	38	36,5	39	36,5	38	37,33	37,26
45	42,5	45	44	45	44,44	42,5	43	48	45	45	42,5	47,5	47	45	45,00	44,76
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	17,5	20	18	19	19,00	18	18	20	20	19,5	19,5	20	19,5	20	19,50	19,28
28	27	28	27,5	27,5	27,44	26	27	28	27,5	27,5	27,5	28	29	28	27,66	27,57
53,5	51	54	54,5	53	52,88	50	52	57,5	54	53	52,5	54	56	52	53,25	53,09
9,5	20	20,5	19,5	21	19,89	19,5	20	21,5	20,5	21	20,5	21,5	21	22	20,83	20,42
40	40	40	39,5	39,5	40,22	39,5	39,5	45	42,5	40,5	39,5	43	42,5	43	41,37	40,88
42	41	41,5	38	40	40,27	37,5	40,5	42,5	41,5	40	41,5	42	42,5	42	40,92	40,64
11,5	11	11,5	11,5	11	11,66	11,5	—	12,5	12	11,5	12	12,5	11	11,5	12,09	11,90
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	15,5	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂
45	Отъ передняго края прэсфеноида до sutura frontalis	18	18,5	20	20	20
46	Отъ основанія spina palatina до nasion	24	25	26	25	26
47	„ передняго края for. incisivum до передн. конца sut. nasalis	16,5	17,5	19	18,5	19,5
48	Отъ basion до nasion	56	58	61	59,5	62
49	Высота глазницы	21	23	24	22	22
50	Наибольшая ширина черепа	48,5	47	49	49,5	47,5
51	„ „ мозгового черепа	34	33	35,5	34	33,5
52	„ „ затылка	28,5	29	30	30,5	30
53	Ширина морды между углами глазницы	35,5	36,5	40	39	37
54	„ „ „ краями альвеолъ	28	28	28,5	29	28
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	11	11,5	12	11	10,5
56	„ „ межтеменной кости	—	—	—	—	—
57	„ „ теменныхъ костей	31,5	30,5	33	31	29,5
58	Наименьшая „ лобной кости	16,5	15	16,5	15	14,5
59	Ширина лобной кости между краями надглазничныхъ дугъ	28	31	32	—	32
60	Ширина надглазничной дуги	5,5–6	7	7	7,5	7–8
61	„ между задними концами надглазничныхъ дугъ	31	—	35	34	35
62	Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ	—	—	29	—	28
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	19	21	21	22	21,5
64	Ширина между концами rami frontales межчелюстныхъ костей	21,5	24	24	25	24
65	Ширина носового отверстія	14	13	14	16	15
66	„ между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ	9	9	10	9	10

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50	47,5	49	49	47,5	48,27	—	46,5	49	49	49	50	48	48	48	48,59	48,45
34	33,5	33	34	32,5	33,66	33	32	34,5	34	33	33	33	32	33	33,21	33,40
30.5	30	31	30	30	29,95	27,5	27,5	32	29,5	28,5	30,5	30	28,5	29,5	29,58	29,74
39	36	38,5	38	38,5	37,83	36	37	41	37	37,5	38,5	40	39	38,5	38,33	38,11
29	28	28,5	28,5	28	28,27	28	27,5	29	29	29	29	29	29	28	28,79	28,57
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	30	29	31	30	30,16	30	29	31	30	31	30	31	28,5	29	30,12	30.14
15	15,5	14,5	17	13,5	15,27	16,5	17	16	15	15,5	16	15	14	16,5	15,83	15,59
—	31	32	32	31	31.37	33	—	—	—	33	33	34	30	32	32,25	31,81
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	21	22	23	20	21,38	21	20	24,5	22	22,5	23	22,5	22	21	21,87	21,66
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15.5	14	13,5	—	14	14,25	15,5	—	16	14,5	15	14,5	16	15,5	13	15,00	14,66
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂	15 ♀
67	Ширина между наружными углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ	4,5	4	4,5	4,5	5	5
68	Ширина foramen incisivum у твердаго нёба .	10	10,5	10	10	10	10
69	„ твердаго нёба	15	15	15,5	14,5	15	16
70	Передняя ширина зубного ряда	13,5	15	13,5	14	13,5	15
71	Задняя „ „ „	17	17,5	17	17,5	17,5	18
72	Наибольшая ширина хоанъ	11	11,5	11	12	11,5	12
73	„ „ между laminae laterales proc. pterygoidei	21	20,5	22	22	23,5	23
74	Наибольшая ширина basioccipitale	11	11	12	12	12	12
75	„ „ bulla tympani	8	7	9	9	8	9
76	„ „ затылочнаго отверстія .	11,5	11	12	11	11	12
77	Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ	43,5	42	44	43,5	42	44
78	Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ	35	35	37,5	36,5	37	39
79	Наибольшая ширина скуловой дуги	8	7,5—8,5	8	9,5	10—9	9
80	„ „ слёзной кости	—	—		9	—	—

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10,5	10,5	9	10	9,5	10,00	10,5	9,5	10,5	8	10	11	10,5	10	9,5	10,00	10,00
16	14	15	15	14,5	14,94	14,5	14	15,5	14	14,5	15	15	15	14	14,75	14,83
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8,5	9	10.5	9	9	9,00	8,5	8,5—9	10	8—9	10—9,5	9—9,5	9	9	10	9,14	9,08
—	—	—	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,5	—	—

2. Lepus europ

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂
1	Базилярная длина	73,5	74,5	75	78,5	78,5	79	76,50	73	70	77,5	76
2	Базальная длина	75,5	76,5	78	80	80,5	81	78,58	—	—	—	—
3	Наибольшая длина черепа .	93,5	94	96	99	100	100,5	97,16	—	—	—	—
4	Верхняя длина мозгового черепа	64	66	67	67	71	70	67,50	65,5	63,5	70	69
5	Верхняя длина лицевого черепа	45	47,5	48	49,5	49,5	51,5	48,50	50,5	42	49	48
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	38	38	39,5	39	40,5	41	39,33	—	—	—	—
7	Отъ basion до основанія spina palatina	41	42	41	44	42	42,5	42,08	—	—	—	—
8	Базикраніальная ось	23,5	24,5	23	25	25	24,5	24,25	24,5	23	25,5	25,5
9	Базифаціальная „	56	57	58	59	60	62	58,66	57	54	59,5	59
10	Отъ inion до lambda	12	14	16	12	14	14,5	13,75	—	—	—	—
11	Длина затылочной платформы	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—
12	Длина межтемянной кости .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	„ sutura sagittalis	23	21	18	22	22,5	21,5—24	21,50	20,5	20,5	23	22,5
14	„ „ frontalis	33	37	40	39	42	39—41,5	38,50	36,5	38	38	39,5
15	„ „ nasalis	32	33	35	33	32,5	34,5	33,33	37	26,5	33	35,5
16	„ носового отверстія . .	13	14	14,5	15,5	16	16	14,83	—	—	—	—
17	„ нёба	35	35,5	36	36	38	38	36,41	—	—	—	—
18	„ foramen incisivum . .	24,5	24,5	26	25,5	26	27,5	25,66	27	25	26	26
19	„ твердаго нёба	6	6	5,5	5	6,5	6	5,83	5	5,5	6	7

onius Blas.

19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
73	76	75	75	79	77	75	75	70,5	73	78	78	76	75,50	81	80	74,5	75,60
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69	68	67	68	68	68	64	65	62,5	67,5	69	71	65	67,05	73	68,5	71	67,53
48	50	47	48	52,5	51	50	54	43	48,5	51	48	51	48,97	49	53,5	47	48,27
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	25	24,5	24,5	25	25	26	25,5	23	25	25	25	25	24,69	26	24	25,5	24,72
58	59	59	59,5	61	60,5	57	58	53	57	60,5	61	58,5	58,44	62,5	62,5	56,5	58,60
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	21	21	21	22	22	21	22	21,5	20,5	20,5	22,5	20	21,30	22	22	20,5	21,31
40	38,5	39	41	38	38,5	36	36,5	36	40	40,5	41,5	37	38,52	40	39	42,5	38,87
33	36,5	33,5	34,5	40	37	36,5	43	28	32	36,5	35,5	36,5	34,88	36	38	34	34,36
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	26	26,5	26	28	27	26	26	24	25	28	26	26	25.88	28	29	26	26,19
5	6	6.5	6	6,5	6,5	6,5	5,5	6	5	6	6	7	5,97	7	6,5	5	5,96

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	1 ♂
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	4,5	4,5	4	4	4	3	4,00	—	3,5	3	4	
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina .	1	1,5	1¾	1	2	2,5	1,62	—	2	3	3	
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis sphenobasilaris	29,5	30	30	32	30	31,5	30,50	—	—	—	—	
23	Длина хоанъ	15,5	16,5	17	17	17	18,5	16,91	—	—	—	—	
24	„ клиновидныхъ костей	19	19	17,5	20	19,5	19	19,00	—	—	—	—	
25	„ basioccipitale	11,5	13	12	13	13	12,5	12,50	—	—	—	—	
26	Отъ inion до скулового пункта	37	38	37,5	40	41	40,5	39,00	—	—	—	—	
27	Отъ скулового до альвеолярнаго пункта	68,5	71	72,5	72,5	74	74,5	72,16	—	—	—	—	
28	Боковая длина мозгового черепа	33	33,5	34	34,5	36	36	34,50	35	34	36,5	35	
29	Боковая длина морды . . .	44	45	47	46	48	48	46,33	47	42	47.5	48	
30	Длина глазницы	30	31,5	30	32	33	33,5	31,66	—	—	—	—	
31	„ зубного ряда	16,5	17,5	17,5	18,5	18	17	17,50	16,5	15,5	18	17,5	
32	„ беззубаго пространства	28,5	27,5	29	29,5	30	32	29,41	29,5	27,5	28	28	
33	Верхняя длина межчелюстной кости	51,5	52	57,5	55	59	58	55,50	57,5	49,5	58	57	
34	Нижняя длина межчелюстной кости	21	22	22,5	23	23	23	22,41	23	20	22	22,5	
35	Косая длина носовой кости	42	42	46	41	44	45	43,33	47	36	43	45	
36	Длина скуловой дуги	35,5	38,5	39	39	41	40	38,83	36	34	39	39	
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	11	11	10	10,5	10,5	12—11	10,75	—	10,5	11,5	—	10,5
38	Длина bulla tympani	11	10,5	10,5	11	12	12	11,16	—	—	—	—	

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
3,42	2,5	3 1/4	4	3,5	3 3/4	3,5	3,5	3	3,5	2 3/4	3 1/4	4	4,5	3,66	4	4	3	3,60
2,57	2	2,5	2 1/4	2,5	2,5	2,5	2,5	2 1/4	2,5	2	2,5	2	2,5	2,09	2,5	2	2	2,22
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35,00	36	34,5	35	33	36	36	34	34	35	36	36	36	35,5	34,88	39	38	36.5	35,22
46,12	46,5	48.5	47	47,5	49	48	45,5	45.5	40	44,5	48.5	49	47,5	46,50	49	50	44,5	46,53
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16,93	16	17	17,5	17	17	17	16,5	18	15,5	16,5	17,5	17	17,5	17,11	18	18,5	18	17,17
28,87	28	30	29	28.5	31	30	28,5	28	25,5	27	30	29,5	29,5	28,83	31	31,5	27	28,94
55,31	55	59	55	54,5	58	57	54.5	58	48	53	58	59	57	55,61	58	59	54.5	55,69
21,31	21	24	23	22,5	21	22	22,5	—	19	21	22.5	23	23,5	22.32	23,5	24	21	22,08
42,75	42	47	44	45	48	45	44	50,5	36	43	47	47	44,5	44,33	46,5	46,5	44,5	44,05
37,87	40	38,5	38	41,5	39	40	37,5	41	35,5	38,5	41	41	39	39,08	40	42	38,5	38,86
11,17	11	11,5	10—11	9—10	11	10,5	11,5	9,5	11	11	11	12,5	—	10,75	11,5—12	11	11,5	10,96
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	1 ♂
39	Длина надглазничной дуги .	19,5	21	21,5	19,5	22	—	20,5	20,62	—	—	—	—
40	„ слёзной кости	16	—	—	16	16	17	16,20	—	—	—	—	
41	Большая высота затылка . .	22,5	21,5	22	23	24	22	22,50	—	—	—	—	
42	Малая „ „ . .	9	8	8,5	9	10	8,5	8,83	—	—	—	—	
43	Восота затылочнаго отверстія	12,5	13	12,5	13,5	13	13	12,91	—	—	—	—	
44	Отъ серединыы synchondrosis spheno-basilaris до lambda	27,5	28	28,5	29	30	28	28,50	—	—	—	—	
45	Отъ передняго края прэсфеноида до sutura frontalis	18	18	19,5	19,5	21	21	19,50	—	—	—	—	
46	Отъ основанія spina palatina до nasion	23	24	25,5	25	27,5	27	25,33	—	—	—	—	
47	Отъ передняго края for. incisivum до передн. конца sutura nasalis	18	19	19,5	20	20,5	21	19,66	—	—	—	—	
48	Отъ basion до nasion	55,5	57,5	57	59	62	60	58,50	—	—	—	—	
49	Высота глазницы	22,5	23	23	23,5	23,5	24	23,25	—	—	—	—	
50	Наибольшая ширина черепа .	44	45	46	46,5	48	49	46,41	—	45	—	46,5	
51	„ „ мозгового черепа	30,5	32	32	34	33,5	34	32,66	33,5	31,5	33	33	
52	Наибольшая ширина затылка	28	27,5	26,5	29	30	29	28,33	29	28	29	29.5	
53	Ширина морды между углами глазницы	37	37,5	37	38	40	40	38,25	—	36,5	—	36,5	
54	Ширина морды между краями альвеолъ	26	27	27	27,5	28	27,5	27,16	25	26,5	29	27	
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	11	10,5	13	12	10	11	11,25	—	—	—	—	
56	Наибольшая ширина межтеменной кости	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
57	Наибольшая ширина теменныхъ костей	28	28	29,5	30	29	31	29,25	27,5	29	29	28	

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46,58	48,5	47	45,5	45,5	—	48	46	45	45,5	45	45,5	47,5	—	46,15	48,5	48	47	46,46
32,93	33,5	32,5	32	32	33,5	34	31,5	32	31	32	32,5	32	32	32,36	34	31,5	33,5	32,58
29,00	30	27	30	29	31	30	29	30,5	28	30	30	30	29	29,13	32	31	29	29,25
37,66	39	38	38	39	39	39	36	37	35	36	37	40,5	39	37,88	39,5	40	38	37,98
26,93	29	28	27,5	28	28	28	26	26	27	26	27	28,5	28,5	27,38	28	29	26,5	27,31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28,50	30	29,5	28	27,5	30	28	—	28	—	28	26	29,5	30	28,68	31	30	31	28,85

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
58	Наименьшая ширина лобной кости	13	14	15	15	14,5	15	14,41	13	15,5	13	14	1
59	Ширина лобной кости между краями надглазничныхъ дугъ	27	29	27,5	31	—	32	29,30	28	27	27	28	2
60	Ширина надглазничной дуги	7	7	5,5	7,5	7,5	7	6,91	—	—	—	—	—
61	Ширина между задними концами надглазничныхъ дугъ	31	31	32	—	—	34	32,00	—	—	—	—	—
62	Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ	26	27	25	30	—	30	27,60	—	—	—	—	—
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	20	22	23	20,5	24,5	25,5	22,58	23	20,5	20,5	21,5	
64	Ширина между концами rami frontales межчелюстныхъ костей	22	23	25	22,5	27	27,5	24,50	—	—	—	—	—
65	Ширина носового отверстія	14	14	15	15	17	16	15,16	15	13	15,5	15	
66	Ширина между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ	9	9,5	9	9,5	9,5	9	9,25	—	—	—	—	—
67	Ширина между наружными углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ	4	5	5	5,5	4,5	4,5	4,75	—	—	—	—	—
68	Ширина foramen incisivum у твердаго нёба	10	10,5	11,5	12	13	12	11,50	11,5	11	11,5	11	
69	Ширина твердаго нёба . . .	14	13,5	14,5	15	15	15	14,50	14	14	15	13,5	
70	Передняя ширина зубного ряда	14	14	14	15	15	15	14,50	—	—	—	—	—
71	Задняя ширина зубного ряда	16,5	17	16	18	17,5	18	17,16	—	—	—	—	—
72	Наибольшая ширина хоанъ .	12	10	11	12,5	12	12,5	11,66	—	—	—	—	—
73	„ „ между laminae laterales proc. pterygoidei	—	20,5	23	21	23	22	21,58	—	—	—	—	—

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
14,31	15	15	14	14,5	14	13	13,5	13	15	14	—	15,5	14	14,23	14	15	14	14,26
28,64	29	30	30	28	31	31	—	31	28	27	—	32	—	29,39	32	31,5	31	29,43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22,31	21,5	22	23	—	24	24	23	24	20	21	24	25	21,5	22,52	24	24	23	22,58
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14,50	14	15	15	14,5	15,5	14	13,5	13,5	13	15	15	14	15	14,55	14	16	14	14,55
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11,43	11,5	11	12	11,5	11	10,5	11	12	11	12	12	13,5	11,5	11,52	11,5	12	11	11,50
14,18	15	13,5	14,5	15	15	15	13,5	14	13,5	14	14,5	15	15	14,41	15,5	15,5	13	14,37
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
74	Наибольшая ширина basioccipitale	10	11,5	11	12	12	11,5	11,33	—	—	—	—	—
75	Наибольшая ширина bulla tympani	8	8	7	8,5	9	8	8,08	—	—	—	—	—
76	Наибольшая ширина затылочнаго отверстія	11	11	10	12,5	12,5	12,5	11,58	—	—	—	—	—
77	Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ . .	—	—	39	—	43	42,5	—	—	—	—	—	—
78	Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ	34	36	36	37	37,5	37	36,25	—	—	—	—	—
79	Наибольшая ширина скуловой дуги	7,5	8	9—8,5	7,5	9	9,5	8,37	—	8,5	8	9	
80	Наибольшая ширина слёзной кости	9	—	9	9	9	10	9,20	—	—	—	—	—

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8,57	8	8	8	8,5	9	9,5	8	8	7,5	7,5	9	9,5	8,5	8,31	8	9	7,5	8,33
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

3. Oryctolagu

		Фландрь. Belgicus.							Шампань. Campanus.				Англо Angore	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂
1	Базилярная длина	81	84,5	81,5	81,5	83	84	82,58	79,5	76	76	77,16	77	76,5
2	Базальная „	83,5	86,5	84,5	84	85,5	87	85,16	82	78	78	79,33	80	79
3	Наибольшая длина черепа	103	107	104	105	105	105	104,83	101	95,5	96	97,50	98	96,5
4	Верхняя длина мозгового черепа	68	72	67	65	69	66	67,83	70	60.5	62	64,16	64	62.5
5	Верхняя длина лицевого черепа	54	54	51	53	51	55	53,00	51	48	47	48,66	48,5	45
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	45	47	46	45	46	46	45,83	45	41	40,5	42,16	40	38,5
7	Отъ basion до основанія spina palatina	42,5	43,5	42	43,5	42	43	42,75	42	40	40,5	40,83	42,5	42
8	Базикраніальная ось	28	29	27,5	28,5	27	27	27,83	28	25,5	26,5	26,66	28	26.5
9	Базифаціальная „	60	64	61	61	63	63	62,00	60	57,5	56	57,83	56	55.5
10	Отъ inion до lambda	16	16	15,5	14	16	15,5	15,50	15	13	14	14,00	13,5	13
11	Длина затылочной платформы	11,5	11,5	10,5	10	11	12	11,08	11	8,5	9,5	9,66	9	8
12	Длина межтеменной кости	4,5	4,5	5	4	5	3,5	4,41	4	4	3,5	3,83	4	5
13	„ sutura sagittalis	20	20	19,5	19,5	18	18	19,16	20	18,5	18,5	19,00	18,5	17,5
14	„ „ frontalis	37	41	39	36	40	37	38,33	41	34	35	36,66	36,5	36,5
15	„ „ nasalis	42	43	40	41,5	38	42	41,08	39,5	38	37	38,16	37	35
16	„ носового отверстія	14,5	14	13	13,5	14	13	13,66	13	11	12,5	12,16	13	12
17	„ нёба	42	44,5	42,5	42	44	44	43,16	41,5	39,5	38	39,66	37	37
18	„ foramen incisivum	29,5	31,5	30	30	30,5	30	30,25	28	27	26	27,00	26	25
19	„ твердаго нёба	9,5	9,5	9	9	9,5	9	9,25	10	9	7,5	8,33	8	8
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	4,5	4,5	3	3,5	5	4	4,08	4,5	3,5	3,5	3,83	5	4,5

niculus L.

Серебристые. Argenteus.														Польскіе. Polonicus.				Русскіе. Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 -	6 —	7 —	М.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	М.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	М.	1 ♀	2 ♂	М.
73,5	72	76.5	73,5	75	75,5	74,35	68,5	69,5	69,5	64	62,5	68,5	68,5	67,28	65,5	66,5	59	63,66	62,5	63	62,75
76	75	79	76,5	77,5	78	77,00	70	71,5	72	66	64,5	70,5	70,5	69,28	67,5	68,5	60.5	65,50	64	64,5	64,25
93	92	97	93,5	95	96	94,35	88	90	90	83,5	80	87,5	90	87,00	83,5	85	75	81,16	81	82	81,50
60	60	63	66	62	60	61.57	57	61	57	56	54	58,5	62	57,92	55	57,5	51	54,50	53	55	54,00
46	43	46,5	42	44	45,5	44,85	43	40	44	40	36,5	41	42,5	41,00	39	39,5	35	37,83	39,5	38	38,75
38,5	38	39	39	39	40	38,92	37	37,5	38	34,5	34	36,5	38	37,50	35	35	30	33,33	33,5	33	33,25
40	39,5	41,5	39,5	40,5	40,5	40,28	36	36,5	36,5	35,5	34	36,5	37	36.00	35	36,5	32	34,50	33,5	35	34,25
25,5	24,5	25	24.5	24,5	25	24,78	23,5	23	23	22	21	23,5	24	22,85	23,5	23	20	22,16	22	23,5	22,75
54	54	57	55,5	56	56	55,57	52	52	52,5	48	47	51	53	50,78	47	48,5	43	46,16	46	45	45,50
13,5	12.5	13	14,5	13	12,5	13,07	13,5	14	13	12,5	14	14,5	15	13,78	11,5	11,5	10	11,00	11	11,5	11,25
10	9,5	9.5	11	9,5	9	9,78	10	9,5	10	8,5	10	11	11,5	10,07	9	9,5	7,5	8,66	9	7,5	8,25
3,5	3	3,5	3.5	3,5	3,5	3,28	3,5	4	3	4	4	3,5	3,5	3,64	2,5	2	2	2,16	2	4	3,00
17.5	19	19	17,5	18	18	18,07	17,5	18	18	18	17	18,5	18	17,85	15	18	17	16,66	17	18	17,50
33	34	36	39.5	36	35	35,42	33,5	34,5	31	32	30,5	32,5	36	32,85	33	33	28	31,33	30	30	30,00
38	34	37	33	35	35	35,50	33	31	33	31	27,5	31	33	31,35	30	31	28	29,66	33	31	32,00
11,5	10	11,5	11,5	10	11,5	11,00	10	11	11	9,5	9	10,5	11	10,28	10	10	8,5	9,50	9	10	9,50
36.5	35	37.5	37	36,5	37,5	36,78	35,5	35,5	35,5	32,5	31,5	34,5	36	34,42	33	32	28	31,00	31,5	30,5	31,00
28	26	27	27,5	27,5	28	27,35	25	24	23	22,5	21,5	24	25,5	23,74	22	23	19,5	21,50	22	22	22,00
7	6.5	7	6,5	7	6,5	6,78	7	8,5	8	7	7	7	8	7,50	7,5	7,5	7	7,33	7	6,5	6,75
3,5	4.5	3	3,5	3,5	3	3,50	3	3,5	4	3,5	4	3,5	4	3,64	4,5	4,5	4	4,33	5	4	4,50

		Фландры. Belgicus.							Шампань. Campanus.				Анг Ang	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina .	5	5	6	5,5	4,5	5	5,16	5,5	5	4	4,83	3	3
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis spheno-basilaris	28,5	29,5	29	29,5	29	30	29,25	28	27	27,5	27,50	28	29
23	Длина хоанъ	12,5	14	13	12	12,5	12	12,66	14	12,5	13,5	13,33	14	13
24	„ клиновидныхъ костей	22	22,5	22	22	23	23	22,41	23	21	20	21,33	23	22
25	„ basioccipitale	14	14,5	13,5	14	13	13	13,66	14	12,5	13	13,16	14,5	13
26	Отъ inion до скулового пункта	41	42	41,5	41,5	42	41,5	41,58	42	38	38	39,33	40,5	39
27	Отъ скулового до альвеолярнаго пункта	74	77	72,5	73	75	76	74,58	73	68,5	69,5	70,33	69	68
28	Боковая длина мозгового черепа	36	36,5	34	34	36	35,5	35,33	36,5	33	33	34,16	35,5	34
29	Боковая длина морды	49	51	49	48,5	49	51	49,58	47,5	43,5	44	45,00	44	43
30	Длина глазницы	31	32	32	33	32	31	31,83	32	30,5	30,5	31,00	30	30
31	„ зубного ряда	16,5	18	16,5	18	17	17	17,16	17	16	16	16,33	16	16
32	„ беззубаго пространства	32,5	33,5	31,5	31,5	33,5	33,5	32,66	31	29	29	29,66	28	28
33	Верхняя длина межчелюстной кости	57	60	56	59	56	60	58,00	57	52	52,5	53,83	54,5	52
34	Нижняя длина межчелюстной кости	29	32	30	31	28	30	30,00	30	27	28	28,33	26,5	26
35	Косая длина носовой кости .	50,5	56	51	50	48,5	49,5	50.91	48,5	43	44	45,16	47	46
36	Длина скуловой дуги . . .	46—44	46	44,5	46	45—44	46	45,33	45	42,5	43	43,50	41	41
37	Отъ задняго конца скуловой до слухового отверстія .	5—3,5	5	6—3,5	6	3—4,5	5	4,79	6	6	6	6,00	7	7
38	Длина bulla tympani	12,5	12,5	12	12	11,5	11,5	12,00	12,5	12	12	12,16	12	12
39	„ надглазничной дуги .	24	22	22	22	24	24	23,00	26	—	21	—	21	—

Серебристые. Argenteus.														Польскіе. Polonicus.				Русскіе. Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
3	2	4	3	3,5	3,5	3,21	4	5	4	3,5	3	3,5	4	3,85	3	3	3	3,00	2	2,5	2,25
27.5	27.5	29.5	28	28,5	28	28,21	25	25	25	25	24	25,5	25,5	25,00	24	26	22	24,00	23,5	24	23,75
11.5	12	12	12,5	12,5	12	12,07	10,5	11	10,5	11	9,5	10,5	11	10,57	9	10,5	10	9,83	10	9,5	9,75
20	20	22	20	20	20,5	20,42	19,5	18,5	19,5	18,5	17,5	19	20	18,92	18	19	17	18,00	19	20	19.50
13	12	12,5	12	12	13	12,42	12	12	11,5	11	10	11,5	11,5	11,35	11,5	11	10	10,83	10	11,5	10,75
36	37	39	38	37	37	37,42	36	37,5	36	35	33,5	36	37	35,85	34,5	35,5	32	34,00	33,5	34	33,75
67	65	68	66.5	67,5	67	66.85	63	63	63,5	60	58	62,5	63,5	61,92	58,5	61	53,5	57,66	57,5	58	57.75
32	32	33	34	32	32,5	32,42	31,5	33	32	30,5	29,5	32	33,5	31,21	30	31	28	29,66	29.5	30	29,75
44	42	44,5	44.5	44	45	44.07	42	41	41,5	39,5	37	41	43	40,71	38	38,5	34,5	37,00	36	36,5	36,25
28	27	29	27,5	27,5	27	28,00	25,5	26,5	26	25	24	26	26	25,57	24	26	23	24,33	24	25	24,50
16	15,5	17	16	16,5	15,5	16,07	16	15,5	15	14,5	15	15	15	15,14	15	15	14	14,66	14	14	14.00
28	27	29	29	29	29.5	28.71	27	26	26	25	24	26	27	25,85	24	24,5	21	23,16	23	23	23,00
8	50	48	50.5	51	50,5	50	49,85	49	47,5	50	45	42	45,5	50	47,00	43	44	37,5	41,50	44	43	43,50
27	—	—	29	27	—	28	27,60	23	25	25	22	21	22	24	23,14	22,5	22	20	21,50	20	20.5	20,25
46	41		45,5	43.5	43,5	42	43,71	41.5	39,5	40	39	35	39	42,5	39,50	37,5	38	35	36,83	39	38	38,50
—	—			40	41	40	40.50	38	38.5	40,5	35,5	35	38	38,5	37,71	34,5	36,5	33	34,66	35	35.5	35,25
	—	—	5	6	5.5	5,50	5,5	6,5	5	6	5,5	5	6	5,60	6	7	6	6,33	5	6	5,50
10,5	11	11	11,5	11	11	11,00	11	11	11	11	11	11	11	11,00	11	11	10,5	10,83	10,5	11	10,75
—	—	—	18,5	19	—	19,66	21	18	—	18	17	18,5	18,5	18,50	20	21	—	20,5	21	20	20,50

−5

		Фландры. Belgicus.							Шампань. Campanus.				Анго Ango	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	
40	Длина слёзной кости	17	17	--	19	17	16,5	17,30	17	—	15	16,00	17	16
41	Большая высота затылка . .	21,5	23	21,5	22,5	22,5	22	22,16	21	20,5	21,5	21.00	21	21
42	Малая „ „ . .	10,5	12,5	11	13,5	14	13	12,41	10	10	10	10,00	11	10
43	Высота затылочнаго отверстія	11	10	10	9	8,5	9	9,58	10,5	10,5	11,5	10,83	10	11
44	Отъ середины synchondrosis sphenobasilaris до lambda	31	31	30	29	30,5	30	30,25	30	27	27	28,00	29	28
45	Отъ передняго края прэсфеноида до sutura frontalis	17	18	19	18	18,5	18,5	18,16	19	17	18	18,00	16	16
46	Отъ основанія spina palatina до nasion	25	27,5	26	24	24,5	24	25,16	25	22,5	22,5	23.33	23	21
47	Отъ передняго края for. incisivum до передняго конца sut. nasalis	19	20	19	19,5	19	19	19,25	19	15	16,5	16,83	17	15
48	Отъ basion до nasion	58,5	64,5	61	58	60	58	60,00	61,5	54,5	55	57,00	57	55
49	Высота глазницы	23,5	23	23	23	23	22	22,91	23	21	22	22,00	23	20
50	Наибольшая ширина черепа .	44.5	45,5	46,5	46.5	47	46	46.00	45	43	43	43.66	46	44
51	„ „ мозгового черепа	28	29,5	29	31	28	31	29,41	30	29	28,5	29,16	30	29
52	Наибольшая ширина затылка	32	32	33,5	32	33	32	32,41	31,5	28,5	29,5	29,83	31,5	31
53	Ширина морды между углами глазницы	36,5	34,5	35,5	36	36	35	35,58	36	33,5	33,5	34,33	35,5	34
54	Ширина морды между краями альвеолъ	26	—	27	27	28	28,5	27,30	28	27	25,5	26,83	25	25
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	9,5	11	10	11	12,5	12	11,00	12	10	11	11,00	11	10
56	Наибольшая ширина межтеменной кости	8	10	9	9	10,5	9,5	9,33	10	9	9,5	9,50	9,5	8
57	Наибольшая ширина теменныхъ костей	26	25,5	25	25,5	25,5	25,5	25,50	28	26	25	26 33	27	25

Серебристые. Argenteus.														Польскіе. Polonicus.				Русскіе. Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	М.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	М.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	М.	1 ♀	2 ♂	М.
—	15	—	—	—	16	—	14,5	13,5	14	—	13	—	14	13,80	—	—	12	—	—	—	—
20	19,5	19,5	21	20	20	20,00	19	19	19.5	18,5	17,5	18	18,5	18,57	19,5	19,5	18	19,00	19	19,5	19,25
10	8	8	9	8	9	8,78	9	9	9,5	8,5	6,5	8	8	8,35	8,5	9	7	8,16	9	9	9,00
10	11	11,5	12	11,5	11	11,07	10	10	10	10	11	10	10,5	10,07	10,5	10	10	10,16	10	10	10,00
26,5	27	28	27,5	27,5	26	27,00	26	26	25,5	25	24	25	25	25.21	23	24,5	22,5	23,33	23	24	23,50
17	16,5	17,5	17	17	17,5	17,07	16	16	16	16	15	16	16	15,85	15	15	13	14,33	13	14	13,50
21,5	21	22.5	22	21	22	21,42	20	20	20	19	17.5	19	20,5	19,42	19	19,5	18	18,83	19	19	19.00
16	15.5	17	16	14	17	15,78	14,5	14	14	13	13	14	15	13,92	14	14	12,5	13,50	12	13	12,50
54	53,5	56	56,5	54	55	54,50	50,5	52	49,5	48,5	47	50,5	53	50,14	49	50	45	48,00	47	49	48,00
22	21	22	21,5	21	21,5	21,57	20,5	20	19,5	19	18	19	20	19,42	19,5	19	18,5	19,00	20	18,5	19.25
41	42	44	42	43	42	42,42	41	42	41	40	39	41	40	40,57	38	40	38	38,66	37	37	37,00
28	29,5	29,5	28	28	29	28,71	28	29	28,5	29	27	28,5	28	28,28	27	27,5	27	27,16	26	26	26,00
30	29	31	29	28	30	29,57	28	27	27	27	26,5	28	29	27,50	26	26	24	25,33	26	27	26,50
31,5	30	32	32,5	32,5	31,5	31.32	31	31	30	29	28	30	31	30,00	29	29,5	27	28.50	28	28	28,00
25	24	25	25,5	24,5	25	24,85	24	24	22,5	23,5	22,5	24,5	25	23,71	23,5	23	22	22,83	21,5	23	22,25
10	9,5	8,5	12,5	10	10	10,14	11	9	10	10	10,5	9	10	9,92	11	9,5	8	9,50	10,5	9,5	10,00
9	9	9,5	9,5	9,5	9,5	9,28	9	9	9	9,5	9	8,5	10	9,14	9,5	9	8	8,83	9,5	9	9,25
24	26	25,5	24,5	26	25,5	25,14	26,5	26	25	26	24,5	25,5	26	25,64	25	25	24.5	24,83	24	24,5	24.25

		Фландры. Belgicus.							Шампань. Campanus.				An Ang	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	
58	Наименьшая ширина лобной кости	12,5	12	13.5	12,5	13	13	12,75	13	12,5	11	12,16	13	1
59	Ширина лобной кости между краями надглазничныхъ дугъ	26	24	23	25,5	24,5	25	24,66	24	23	21	22,66	24,5	2
60	Ширина надглазничной дуги	4—5	4,5	5	5	4,5	5	4,75	5,5	4,5	4,5	4,83	5	
61	Ширина между задними концами надглазничныхъ дугъ	26,5	28	26	29	30	29	28,08	26	—	24,5	25.25	28	
62	Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ	28	27,5	27	—	28	26	27,30	27	—	25	26,00	26	
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	20	18	18,5	18	18	18	18,41	20	18	17	18,33	19,5	1
64	Ширина между концами rami frontales межчелюстныхъ костей	22	20	19,5	19,5	20	19,5	20,08	22	19,5	18	19,83	20,5	1
65	Ширина носового отверстія .	9,5	10	11	11,5	10,5	10	10,41	10,5	10,5	10,5	10,50	9	
66	„ между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ	9	9,5	9,5	10	10	9,5	9,50	10	9	8,5	9,16	10	
67	Ширина между наружными углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ	5	4,5	4,5	4,5	4,5	4	4,50	5	4.5	4	4,50	4,5	
68	Ширина foramen incisivum у твердаго нёба	9	9	10,5	10	10,5	9,5	9,75	10	9	9	9,33	9	
69	Ширина твердаго нёба . . .	14,5	14	15	15.5	16	16	15,16	16,5	15,5	14	15,33	14,5	1
70	Передняя ширина зубного ряда	13	13	13	13,5	14	13,5	13.33	14	13	12.5	13,16	13,5	1
71	Задняя ширина зубного ряда	14	15,5	15.5	—	15,5	17	15,50	15	14,5	14	14.50	14	1
72	Наибольшая ширина хоанъ .	6	6	5,5	6	6	6	5.91	4,5	5.5	6	5,33	6	
73	Наибольшая ширина между laminae laterales proc. pterygoidei	20,5	19,5	19	20	—	—	19,75	18,5	19,5	—	19,00	19	2

Серебристые. Argenteus.														Польскіе. Polonicus.				Русскіе. Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	М.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	М.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	М.	1 ♀	2 ♂	М.
10,5	13	11,5	10,5	11	11	11,00	11,5	13	12	12	11,5	14	12	12,28	12	11	10	11,00	11	10	10,50
21	22	21,5	21	22	22,5	21,28	22	21,5	20,5	20	18,5	21	21,5	20,71	21	18	15	18,00	20	21	20,50
4,5	4	5	4	4,5	5	4,50	4	4	3,5	3,5	3,5	3,5	4	3,71	4	3,5	2	3,16	4	4	4,00
—	—	—	—	26	—	—	26	26	25	24,5	23	—	25	24,91	—	23,5	20,5	—	—	22,5	—
—	24	—	23	—	—	—	24	22	—	22	20	22	22	22,00	22	—	—	—	23	22	22,50
17	17	16,5	17,5	18	17	17,07	17	16	16,5	16	15	16,5	17,5	16,35	15,5	14	13	14,16	15	15	15,00
18	18	17	19	19,5	18	18,21	18	17,5	18	16,5	16	17	18,5	17,35	16	15	13,5	14,83	16	15,5	15,75
9	10	10	10,5	9	10,5	9,85	8	8,5	9	8,5	8	8,5	—	8,41	8	8	7	7,66	8	8	8,00
8,5	8,5	9	9	8,5	9	8,78	9	8,5	8	8	8	8,5	8	8,28	8	8	7	7,66	7	7	7,00
4	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,35	4,5	4,5	4	4	4	4	4,5	4.21	3,5	3.5	4	3,66	3,5	4,5	4,00
9	8,5	9	9	9,5	8,5	9,07	9	8	7,5	7,5	7,5	8,5	9	8,14	7.5	7.5	6,5	7,16	7,5	7,5	7,50
13	12.5	14	13,5	13.5	12,5	13,35	13	13,5	12	13	12	13,5	13.5	12,92	12	12	10,5	11,50	10	11	10,50
11	11	12	12	11,5	11	11,64	11,5	11,5	10,5	11,5	10,5	11,5	12	11,28	11	10	9,5	10,16	9	10	9,50
13,5	13	13	13	13,5	13	13,21	14	13,5	12,5	13,5	12,5	13,5	13	13,21	13	13	11,5	12,50	11	13	12,00
6	6,5	6,5	6	6,5	6	6,28	6	4,5	4,5	6	5,5	4,5	6	5,28	5,5	6	5	5,50	5,5	6	5,75
—	—	—	—	—	19,5	—	19	18	20,5	18	16	19	19	18,50	17,5	18	17	17,50	17	17	17,00

		Фландры. Belgicus.							Шампань. Campanus.				Анго Ango	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	♂
74	Наибольшая ширина basioccipitale	14	14	14	12,5	13	12,5	13,33	15	13	12	13,33	13	13
75	Наибольшая ширина bulla tympani	9	8	8,5	8	8	9	8,41	8,5	8,5	8,5	8,50	8	8
76	Наибольшая ширина затылочнаго отверстія	11,5	11	11	11,5	11,5	11,5	11,33	11	11,5	11	11,16	11,5	11
77	Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ . .	35	38	39	—	39	41	38,40	38	38	—	38.00	40,5	39
78	Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ	36,5	35	37,5	—	37.5	35,5	34,40	35	33	33	33,83	32,5	33
79	Наибольшая ширина скуловой дуги	10,5	10	10,5	10	10	9,5	10,08	10	8	9	9,00	9	8
80	Наибольшая ширина слёзной кости	8	8	—	8,5	9	8	8,30	9	—	8	8,50	8,5	8

Серебристые. Argenteus.														Польскіе. Polonicus.				Русскіе. Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
11,5	12	12	11,5	12	12	11,78	11,5	12	11,5	10,5	10	11	11,5	11,14	10,5	11	9,5	10,35	10	10	10,00
8	8	8	8,5	8	8	8,07	8	8	7,5	8	8	8	8	7,92	8	8	7	7,66	7,5	8,5	8,00
10,5	11	11.5	10,5	10	10,5	10,71	10	10	9,5	10	10	10,5	10,5	10,07	9,5	9	9,5	9,33	10	11	10,50
—	—	—	—	39	39	—	36	38	36	36	34	38	37	36,42	33,5	35	33	33,83	31,5	33,5	32,50
31,5	30,5	33,5	32	32	31	31,92	31	31	30	30,5	28,5	31	31,5	30.50	30	30	27	29,00	29	29	29,00
8,5	8	8,5	9	9,5	9,5	8,85	8	9	8	7,5	7	8	9	8,07	7,5	8	7,5	7,66	9—7,5	7	7,83
—	8	—	—	—	8	—	6	7	7	—	7	—	7	6,80	—	—	7	—	—	—	—

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XVI и XVII.

Черепа (въ натуральную величину).

Рис. 1, 3 зайца-бѣляка *(Lepus timidus L).*
„ 2, 4 — зайца-русака *(Lepus europaeus aquilonius Blas).*
„ 5 — кролика фландра *(Oryctolagus cuniculus belgicus).*
„ 6 — кролика серебристаго шампань *(Oryctolagus cuniculus campanus).*
„ 7 — кролика ангорскаго *(Oryctolagus cuniculus angorensis).*
„ 8 — кролика польскаго („ „ *polonicus).*
„ 9 — кролика русскаго горностаеваго *(Oryctolagus cuniculus rossicus).*
„ 10—12 — кроликовъ серебристыхъ богатыхъ отъ Ф. Д. Алексѣева *(Oryctolagus cuniculus argenteus).*
„ 13—15 — кроликовъ серебристыхъ богатыхъ отъ Э. П. Визенталь *(Oryctolagus cuniculus argenteus).*
„ 16 — кролика фландра *(Oryctolagus cuniculus belgicus).*
„ 17 — кролика серебристаго шампань *(Oryctolagus cuniculus campanus).*
„ 18 — кролика ангорскаго *(Oryctolagus cuniculus angorensis).*
„ 19 — кролика серебристаго богатаго *(Oryctolagus cuniculus argenteus).*
„ 20 — кролика польскаго *(Oryctolagus cuniculus polonicus).*
„ 21 — кролика русскаго („ „ *rossicus).*

ЛИТЕРАТУРА.

1. Allen, I. A. The american bisons, living and extinct. — Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. IV. № 10. 1876.

2. Blasius, I. Fauna der Wirbelthiere Deutschlands. Bd. I. Säugethiere. Braunschweig. 1857.

3. Castle, W. E. (with Walther, Mullenix and Cobb). Studies of inheritance in rabbits. Carn. Instit. Washingt. Publications. № 114. 1909.

4. — Size inheritance and pure line theory. — Zeit. ind. Abst. Ver. I. 12. 1914.

5. Cuvier, G. Recherches sur les ossemens fossiles. 4-me éd. 1834.

6. Дарвинъ, Ч. Прирученныя животныя и выдѣлываемыя растенія. Собр. сочин. изд. Поповой. Т. III.

7. Heincke, F. Naturgeschichte des Herings. Abhandl. Deutsch. Seefischerei-Vereins. Bd. II. 1898.

8. Hensel, R. Beiträge zur Kenntnis der Säugethiere Süd-Brasiliens.—Abh. K. Akad. Wiss. Berlin. 1872.

9. Hilzheimer, M. Die Hasenarten Europas.—Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. Württemberg. 64. 1908.

10. — Beitrag zur Kenntnis der nordafrikanischen Schakale. — Zoologica. H. 53. 1908.

11. — Wisent und Ur im K. Naturalienkabinett zu Stuttgart. — Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. Württemberg. 65. 1909.

12. Klatt, B. Über den Einfluss der Gesammtgrösse auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. — Arch. Ent. Mech. 36. 1913.

13. Lang, A. Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge des Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. ind. Abst. Ver. I. 4. 1910.

14. Лискунъ, Е. Вліяніе нѣкоторыхъ воздѣйствій на развитіе черепа и костяка животныхъ.—Труды Бюро по Зоотехніи. Вып. II. 1910.

15. Lönnberg, E. On hybrid hares between Lepus timidus L. and Lepus europaeus Pall. from southern Sweden. — Proc. Zool. Soc. London. 1905.

16. Mac Dowell, E. C. Size inheritance in rabbits.—Carn. Inst. Wash. Publ. 196. 1914.

17. — Multiple factors in mendelian inheritance.—Journ. Exp. Zool. 16. 1916.

18. Middendorff, A. Über die als Bastarde angesprochenen Mittelformen zwischen Lepus europaeus Pall. und L. variabilis Pall. — Bull. Cl. Phys. Math. Ac. Imp. Sc. St. Psb. IX. 1851.

19. Nathusius, H. v. Vorstudien für Geschichte und Zucht der Haustiere zunächst am Schweineschädel. Berlin. 1864.

20. — Über Schädelform des Rindes. — Landwirtsch. Jahrbücher. IV. 1875.

21. — Über die sogenannten Leporiden. Berlin. 1876.

22. — Vorträge über Viehzucht und Rassenkenntnis. II. Schafzucht. Berlin. 1880.

23. Nathusius, S. v. Unterschiede zwischen der morgen- und abendländische Pferdegruppe am Skelett und am lebenden Pferd. Inaug. Diss. Langensalza. 1891.

24. Огневъ, С. Млекопитающія Московской губерніи. Ч. I. 1913.

25. Филипченко, Ю. О черепахъ нѣкоторыхъ видовыхъ гибридовъ между дикими и домашними формами. Арх. Вет. Наукъ. 1915.

26. Rörig, A. Über einen Hasen-Kaninchen-bastard aus freier Wildbahn. — Veröffentl. d. Instituts f. Jagdkunde Neudamm. 1912.

27. Rütimeyer, L. Die Fauna der Pfahlbauten. Basel. 1861.

28. — Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes. Zürich. 1867.

29. Sanson, A. Mémoire sur les métis du lièvre et du lapin.—Ann. Sc. Nat. Zool. 15-me série. XV. 1872.

30. Schumann, H. Gayal und Gaur und ihre gegenseitigen Beziehungen. — Kühn Archiv. III. 1913.

31. Studer, Th. Die praehistorischen Hunde in ihrer Beziehung zu den gegenwärtig lebenden Rassen.—Abh. Schweiz. paläont. Ges. 28. 1901.

32. Vries, H. de Die Mutationstheorie. Leipzig. I. 1901, II. 1903.

33. Zürn, A. Zoopathologische und zoophysiologische Untersuchungen. Stuttgart. 1872.

Развитіе костныхъ клѣтокъ въ энхондральномъ процессѣ.

Прив.-доц. *Д. Дейнека.*

(Изъ Анатомо-Гистологическаго Кабинета Петроградскаго Университета).

Табл. XVIII—XXI.

Въ процессѣ энхондральнаго развитія костной ткани, наряду съ общими вопросами остеогенеза, въ одинаковой мѣрѣ относящимися и къ перихондральному процессу, т. е. касающимися развитія основного вещества кости, роли и значенія остеобластовъ и т. д., выступаетъ еще и цѣлый рядъ самостоятельныхъ болѣе или менѣе спорныхъ вопросовъ, главнѣйшіе изъ которыхъ касаются механизма редукціи основного вещества хряща и судьбы хрящевыхъ клѣтокъ.

Изученіе внутрихрящевого развитія костной ткани съ этой стороны первоначально привело изслѣдователей къ признанію въ немъ простого метапластическаго процесса, при которомъ элементы хрящевой ткани непосредственно превращаются въ элементы костной ткани: хрящевыя клѣтки преобразуются въ костныя клѣтки, основное вещество хряща видоизмѣняется въ основное вещество кости. Такъ смотрѣли на этотъ процессъ первые его изслѣдователи: Мишеръ (1836), Герберъ (1840), Брунсъ (1841), Генле (1841), Ф. Биддеръ (1843), Г. Мейеръ (1849), Келликеръ (1849), Томесъ и Морганъ (1853), Вирховъ (1856), Руже (1858), Эби (1858), Либеркюнъ (1862), Робенъ (1864), Пуше (1864), Морель (1864) и др.

Но уже со времени работъ Г. Мюллера (1858), впервые ясно отдѣлившаго процессъ энхондральный отъ перихондральнаго, особенно же подъ вліяніемъ наблюденій Гегенбаура (1864) и др. надъ остеобластами, этотъ взглядъ на развитіе энхондральной кости постепенно сталъ измѣняться. Прежде всего было доказано разрушеніе значительной части основного вещества хряща при появленіи въ немъ остеобластической ткани, и вопросъ, слѣдовательно, могъ идти лишь о метаплазіи сравнительно небольшихъ его остатковъ, покрывающихся вскорѣ слоемъ молодой энхондральной кости. Кромѣ того, была установлена весьма важная роль остеобластовъ при образованіи всякой кости. О прямой трансформаціи хряща въ кость, такимъ образомъ, не могло быть больше и рѣчи, и большинство послѣдующихъ авторовъ стало ее совершенно отрицать, а нѣкоторые изъ нихъ, какъ Келликеръ, отказались отъ своего прежняго взгляда.

Тѣмъ не менѣе метапластическій характеръ энхондральнаго процесса многіе авторы попрежнему продолжали признавать, но не въ смыслѣ прямого превращенія хряща въ кость, а лишь въ смыслѣ активнаго участія элементовъ хряща въ образованіи энхондральной кости. По мнѣнію цѣлаго ряда изслѣдователей, хрящевыя клѣтки при разрушеніи основного вещества хряща не погибаютъ, но превращаются въ костныя клѣтки, или же предварительно принимаютъ видъ остеобластовъ и, такимъ образомъ, являются тѣми элементами, съ которыми тѣсно связано развитіе энхондральной кости. На такую точку зрѣнія стали: Гегенбауръ (1864), Ландуа (1864), Ранвье (1865, 1875), Вальдейеръ (1865), Оллье (1867), Фрей (1870), Роллетъ (1871), А. Биддеръ (1873), Брунъ (1874), Гофмокль (1874), Клебсъ (1874), Огстонъ (1875), Шоней (1876), Лебукъ (1877), Циглеръ (1878) и др. Наблюденія этихъ авторовъ и легли въ основу современнаго ученія о метапластическомъ развитіи энхондральной кости, которое, въ отличіе отъ первоначальныхъ взглядовъ, допускаетъ, за весьма немногими исключеніями, лишь непрямое превращеніе хряща въ кость.

Однако же, параллельно съ развитіемъ этихъ взглядовъ возникло и другое направленіе въ данномъ вопросѣ,

стремившееся доказать чисто пассивную роль хряща въ энхондральномъ процессѣ. Уже Гегенбауръ, Роллетъ и нѣкоторые другіе, не отрицая участія хряща въ образованіи энхондральной кости, выражали, если не сомнѣніе, то нѣкоторую неувѣренность въ вопросѣ о превращеніи хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя. Съ большей опредѣленностью въ этомъ отношеніи высказались ученики Роллета—Кучинъ (1871) и Левшинъ (1872), а еще раньше ихъ Ловенъ (1863), которые, на основаніи своихъ наблюденій надъ измѣненіями хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ окостенѣнія, пришли къ выводу, что эти элементы никакого участія въ образованіи энхондральной кости не принимаютъ и при разрушеніи основного вещества хряща безслѣдно исчезаютъ.

Болѣе подробныя изслѣдованія въ томъ же направленіи дали: Штида (1872), Штейденеръ (1875), Тирфельдеръ (1875), Вольфъ (1868, 1875), Штеръ (1879), Лезеръ (1888) и др., которые въ большинствѣ случаевъ подтверждали гибель хрящевыхъ клѣтокъ при разрушеніи хрящевыхъ полостей, а нѣкоторые изъ нихъ, какъ, напр., Лезеръ, дали и изображенія тѣхъ безформенныхъ комочковъ, въ которые превращаются отмирающія хрящевыя клѣтки и которые можно наблюдать еще нѣкоторое время въ эмбріональномъ костномъ мозгѣ. Энхондральная кость, по мнѣнію этихъ авторовъ, развивается исключительно на счетъ остеобластической ткани, проникающей въ хрящъ извнѣ. Такимъ образомъ возникло ученіе о неопластическомъ развитіи энхондральной кости.

Къ этому надо еще прибавить, что нѣкоторые изслѣдователи, какъ Стрѣльцовъ (1873), Маскеленъ (1878), Жюленъ (1880), Кащенко (1889) и др., признавая неопластическій процессъ въ энхондральномъ образованіи кости, въ то же время описывали въ нѣкоторыхъ частяхъ развивающагося скелета (лопаточная ость, послѣднія фаланги пальцевъ, нижняя челюсть и проч.) и прямое превращеніе хряща въ кость, т. е. доказывали чистую метаплазію, что вызывало многочисленныя возраженія, разногласія и споры.

Взгляды и наблюденія большинства названныхъ старыхъ авторовъ, изъ которыхъ нѣкоторые являются клас-

сическими и приводятся во многихъ учебникахъ, въ достаточной мѣрѣ извѣстны, чтобы ихъ подробно разбирать, тѣмъ болѣе, что въ виду отсутствія въ нихъ точныхъ данныхъ относительно тонкаго строенія различныхъ участвующихъ въ энхондральномъ процессѣ элементовъ, они въ настоящее время имѣютъ въ указанномъ вопросѣ лишь теоретическій интересъ.

Изъ болѣе позднихъ изслѣдователей метапластическій характеръ энхондральнаго процесса признаютъ: Ванъдеръ-Стрихтъ (1890), Браше (1893), Шпулеръ (1897, 99), Реттереръ (1898, 99, 05 и др.), Ганзенъ (1899), Чиба (1911) и др., при чемъ большинство ихъ допускаетъ не прямое преобразованіе хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя, но предварительное превращеніе ихъ въ остеобласты. Реттереръ же, кромѣ того, указываетъ на превращеніе хрящевыхъ клѣтокъ не только въ остеобласты, но и въ красныя кровяныя клѣтки и въ эндотелій сосудовъ эмбріональнаго костнаго мозга. Чиба описываетъ превращеніе хрящевыхъ клѣтокъ невскрывающихся хрящевыхъ полостей въ костныя клѣтки путемъ образованія у нихъ радіальныхъ отростковъ и внѣдренія между этими отростками оссеоиднаго вещества со стороны стѣнокъ хрящевой полости; на поверхности же направительныхъ хрящевыхъ перекладинъ энхондральная кость развивается, по его мнѣнію, неопластическимъ путемъ. Наряду съ этими авторами, А. Биддеръ (1906), измѣнившій свой прежній взглядъ (А. Биддеръ, 1873), Клинцъ (1911), Рено (1910, 11), Дюбрейль (1911) и нѣкоторые другіе допускаютъ въ энхондральномъ процессѣ только неоплазію, сопровождающуюся полнымъ разрушеніемъ основного вещества хряща и гибелью хрящевыхъ клѣтокъ.

Неустойчивое и спорное пониманіе авторами энхондральнаго процесса, въ которомъ первенствующее значеніе занялъ вопросъ о характерѣ тѣхъ измѣненій, какимъ подвергаются въ немъ хрящевыя клѣтки,—прогрессивнымъ, по мнѣнію однихъ авторовъ, регрессивнымъ, по мнѣнію другихъ,—отразилось и на изложеніи этого вопроса въ современныхъ гистологическихъ руководствахъ. По поводу судьбы хрящевыхъ клѣтокъ въ энхондральномъ процессѣ

Пренанъ (1904) говоритъ: „Вопросъ этотъ еще не рѣшенъ; изслѣдуя даже превосходные препараты линіи окостенѣнія, представляется затруднительнымъ окончательно высказаться по этому вопросу“ (стр. 674). Бранка (1910) приводитъ оба вышеупомянутыхъ взгляда авторовъ на этотъ вопросъ, не высказывая своего мнѣнія. Огневъ (1913) замѣчаетъ: „вопросъ о метапластическомъ образованіи кости остается въ значительной мѣрѣ неяснымъ и требуетъ дальнѣйшихъ изслѣдованій“ (стр. 222). Максимовъ (1915) говоритъ: „Пузыреобразныя хрящевыя клѣтки при проникновеніи внутрь содержащихъ ихъ капсулъ соединительной ткани, быстро погибаютъ и исчезаютъ“ (стр. 274), и далѣе: „Кромѣ того, возможно, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ на линіи эндохондральнаго окостенѣнія не всѣ хрящевыя клѣтки погибаютъ, а нѣкоторыя остаются живыми и даже размножаются; когда ихъ капсулы вскрываются тканью зародышеваго костнаго мозга, онѣ примѣшиваются къ клѣткамъ послѣдняго и не могутъ быть отличены отъ нихъ“ (стр. 276).

Методы изслѣдованія и матеріалъ.

Все вышеприведенное указываетъ на то, что не только детальная сторона энхондральнаго процесса, но и его принципіальный характеръ, не могутъ считаться окончательно выясненными и попрежнему требуютъ дальнѣйшаго изученія. Причины подобнаго состоянія этого вопроса несомнѣнно лежатъ не только въ одной сложности энхондральнаго процесса, но и въ несовершенствѣ и недостаточности примѣняемыхъ къ изученію костной ткани методовъ, часто не позволяющихъ дифференцировать въ ней наиболѣе существенныя ея структурныя особенности. Развитіе костной ткани обычно изучается на формалиновыхъ препаратахъ, или фиксированныхъ по Флемингу, сулемой и проч., и окрашиваемыхъ гематоксилиномъ съ различными дополнительными красками, или по Гейденгайну, или же болѣе спеціальными для основного вещества способами, какъ по Маллори, по Ганзену и др. Всѣ эти методы, сами по

себѣ хорошіе, тѣмъ не менѣе не въ состояніи обнаруживать въ развивающейся кости многихъ весьма важныхъ деталей. Въ послѣднее время нѣкоторые изслѣдователи (Мевесъ, Дюбрейль) стали примѣнять митохондріальные методы (Мевеса, Рего) къ развивающейся кости.

Примѣненные мною (1914) для изученія костной ткани методы серебренія [1]) обладаютъ въ сравненіи съ другими методами тѣми преимуществами, что даютъ возможность интенсивно окрашивать въ ней протоплазматическіе отростки костныхъ клѣтокъ. На взрослой кости эти методы даютъ весьма изящную картину ея структуры, не менѣе полную, чѣмъ то можно наблюдать на шлифахъ, и притомъ болѣе естественную, такъ какъ на шлифахъ живые элементы ткани плохо сохраняются, а чаще совершенно отсутствуютъ, костные же канальцы, какъ то справедливо замѣчаетъ Новиковъ (1909), даже при лучшей ихъ импрегнаціи фуксиномъ и другими красками въ значительной своей части остаются невидимыми. И вообще методъ шлифовъ является слишкомъ грубымъ, чтобы его считать гистологическимъ методомъ; съ нимъ часто приходится лишь мириться за отсутствіемъ другихъ способовъ для обнаруженія костныхъ

[1]) 1) Фиксированіе въ мышьяковистой смѣси Гольджи (насыщ. раств. мышьяковистой кислоты 30 к. с., 20% формалинъ 30 к. с., 95° спиртъ 30 к. с.) отъ 1—3 ч., или въ урановой смѣси Рамонъ-Кахаля (1% азотнокислый уранъ 80 к. с., формалинъ 15 к. с., 95° спиртъ 30 к. с.) отъ 2—5 ч., или же въ 10% формалинѣ 24 ч.; 2) 1% азотнокислое серебро 1—3 дней; 3) промыть въ дест. водѣ 2—3 м.; 4) возстановляющая смѣсь (гидрохинонъ 2 гр., сѣрнистокислый натръ 0,5 гр., формалинъ 5 к. с., вода 100 к. с.) 24 ч.; 5) провести черезъ спирты возрастающей крѣпости до абсолютнаго за 24 ч.; 6) спирты убывающей крѣпости за 5—6 ч.; 7) 1% соляная кислота 1—3 дня; 8) спирты возрастающей крѣпости до абсолютнаго за 24 ч.; 9) заливаніе въ целлоидинъ и приготовленіе разрѣзовъ въ 10—15 микр.; 10) срѣзы переносятся въ дест. воду на 20—30 м.; 11) виражъ (3% гипосульфитъ 90 к. с., роданистый аммоній 3 гр., 1% хлористое золото 10 к. с.) 3—10 м.; 12) вода 30—40 м.; 13) смѣсь: марганцовокислый калій 1—2 кристаллика, сѣрная кислота 1—2 капли, вода 100 к. с.,—2—10 м.; 14) 1% щавелевая кислота 1—2 м.; 15) дест. вода 5—10 м.; 16) окраска квасцовымъ карминомъ, кошенилью и др. красками, или же комбинированная окраска фуксиномъ, тіониномъ, ауранціей, и проч. 17) спиртъ, ксилолъ, даммаръ-ксилолъ.

канальцевъ. Въ этомъ отношеніи препараты взрослой кости, обработанные азотнокислымъ серебромъ, въ значительной степени могутъ собою замѣнять шлифы. Но особую услугу методы серебренія оказываютъ при изученіи развивающейся кости, такъ какъ здѣсь съ помощью ихъ интенсивно окрашиваются не только отростки костныхъ клѣтокъ разнаго возраста, начиная со стадіи остеобластовъ, но и различные отростки, появляющіеся у хрящевыхъ клѣтокъ въ теченіе энхондральнаго процесса, что даетъ возможность болѣе точно наблюдать за послѣдовательными измѣненіями наружной формы указанныхъ клѣтокъ и до нѣкоторой степени выяснить характеръ этихъ измѣненій. Во внутренней структурѣ остеобластовъ, хрящевыхъ и другихъ клѣтокъ развивающейся кости методъ серебренія Гольджи, нѣсколько измѣненный мною для примѣненія къ костной ткани, обнаруживаетъ не только сѣтчатый аппаратъ, что для него является обычнымъ, но и различные элементы хондріома, какъ то мнѣ уже раньше удавалось показать (Дейнека, 1914)—образованія, играющія, повидимому, весьма важную роль при всѣхъ тѣхъ внутриклѣточныхъ измѣненіяхъ, которыя сопровождаютъ различныя превращенія этихъ клѣтокъ при развитіи энхондральной кости. Впрочемъ, для этой цѣли, т. е. для окрашиванія хондріозомъ, я примѣнялъ также и другіе, чисто митохондральные, методы, какъ методъ Мевеса, Шампи и особенно осмированіе по методу Шёваля, удачно измѣненному Колачевымъ [1]). Кромѣ того, для сравненія и нѣкотораго контроля указанныхъ методовъ я пользовался и методикой, обычно примѣняемой для изученія развивающейся кости.

Матеріаломъ для меня служили зародыши различныхъ млекопитающихъ (свиньи, морской свинки, коровы, кошки

---

[1]) Обработка небольшихъ кусочковъ 1% осміевой кислотой въ продолженіе нѣсколькихъ дней, послѣ предварительной фиксаціи ихъ въ смѣси Мевеса и нѣкоторыхъ другихъ фиксирующихъ жидкостяхъ (а не только послѣ формалиновой фиксаціи, какъ то рекомендовалъ Шёваль) и промыванія въ проточной водѣ.

и др.), а также и человѣческіе зародыши совершенно свѣжіе, фиксировавшіеся чаще всего еще въ тепломъ состояніи, черезъ 1/2—1 ч. послѣ выкидыша.

Наружныя измѣненія хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ окостенѣнія.

Тѣ измѣненія, которымъ подвергаются хрящевыя клѣтки по мѣрѣ хода энходральнаго процесса, касаются, съ одной стороны, ихъ наружной формы и размѣровъ, съ другой же—ихъ внутренней структуры. Въ первомъ отношеніи необходимо отмѣтить появленіе у хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ окостенѣнія, начиная съ зоны дискоидальныхъ клѣтокъ, многочисленныхъ короткихъ, тонкихъ отростковъ, имѣющихъ видъ радіально расположенныхъ на поверхности хрящевой клѣтки заостренныхъ палочекъ (рис. 34). Подъ названіемъ палочекъ подобныя образованія были описаны Бродерсеномъ (1912), который возникновенію ихъ далъ слѣдующее объясненіе. Жидкость хрящевой полости, первоначально изотоническая клѣточному соку хрящевой клѣтки, въ точкѣ окостенѣнія начинаетъ постепенно измѣнять свой составъ, что вызываетъ диффундированіе клѣточнаго сока въ хрящевую полость. Отъ смѣшенія этихъ двухъ жидкостей здѣсь выпадаетъ осадокъ, который принимаетъ видъ радіально расположенныхъ на поверхности хрящевой клѣтки палочекъ, сначала короткихъ и тонкихъ, а затѣмъ все увеличивающихся въ размѣрахъ, по мѣрѣ развитія этой реакціи. Наконецъ, ростъ палочекъ прекращается, когда изсякаетъ весь запасъ жидкости хрящевой полости, а при дальнѣйшемъ поступленіи въ нее клѣточнаго сока указанныя палочки растворяются въ немъ и исчезаютъ. Радіально исчерченный ободокъ, окружающій хрящевую клѣтку въ точкѣ окостенѣнія, описываетъ также Чиба (1911), который сравниваетъ его съ capsula ossea Брандта и разсматриваетъ его, какъ образующееся вокругъ хрящевой клѣтки основное вещество кости, сдавливающее хрящевую клѣтку при своемъ разрастаніи и превращающее ее въ костную.

Однако же, на препаратахъ, обработанныхъ азотнокислымъ серебромъ, нетрудно убѣдиться, что указанный радіально исчерченный ободокъ, появляющійся вокругъ хрящевой клѣтки, составленъ изъ многочисленныхъ короткихъ, тонкихъ отростковъ, отходящихъ оть тѣла хрящевой клѣтки въ сторону основного вещества хряща, въ которое они какъ бы внѣдряются своими острыми концами. Зона этихъ отростковъ первоначально имѣетъ видъ довольно темнаго узкаго ободка, окружающаго хрящевую клѣтку; впослѣдствіи же ободокъ этотъ становится шире и свѣтлѣе и, наконецъ, превращается въ зону свѣтлаго гомогеннаго или мелко зернистаго вещества, окаймляющаго хрящевую клѣтку, въ которомъ уже радіальной исчерченности, т. е. тонкихъ отростковъ хрящевой клѣтки, замѣтить не удается. Что эти отростки хрящевой клѣтки внѣдряются именно въ основное вещество хряща, особенно ясно можно наблюдать на изогеническихъ группахъ хрящевыхъ клѣтокъ. Узкіе прослойки основного вещества хряща, отдѣляющіе здѣсь хрящевыя клѣтки другъ отъ друга, постепенно утончаются, вслѣдствіе того, что указанные отростки сосѣднихъ хрящевыхъ клѣтокъ проникаютъ въ эти прослойки съ двухъ сторонъ и какъ бы разъѣдаютъ ихъ. Вслѣдствіе этого вся группа хрящевыхъ клѣтокъ оказывается заключенной въ одну обширную полость, впослѣдствіи раскрывающуюся.

Въ виду того, что подобные отростки не наблюдаются ни у мелкихъ хрящевыхъ клѣтокъ въ сосѣднихъ съ точкой окостенѣнія участкахъ хряща, ни у крупныхъ пузырчатыхъ клѣтокъ, я склоненъ допустить въ нихъ не искусственный продуктъ, обязанный вредному дѣйствію реактивовъ, а выраженіе расчлененности поверхности хрящевой клѣтки, возникающей, повидимому, въ связи съ расширеніемъ хрящевой полости и, можетъ быть, частичнымъ раствореніемъ здѣсь основного вещества хряща. При сморщиваніи хрящевой клѣтки отъ дѣйствія фиксирующихъ средствъ эти отростки лишь удлиняются и многіе изъ нихъ разрываются, будучи, повидимому, связанными съ основнымъ веществомъ хряща. Во всякомъ случаѣ, эти короткіе отростки, появляющіеся у хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ окосте-

нѣнія и впослѣдствіи становящіеся незамѣтными, имѣютъ лишь временный характеръ и въ дальнѣйшемъ метаморфозѣ хрящевой клѣтки замѣтнаго участія не принимаютъ.

Хондріомъ и сѣтчатый аппаратъ хрящевыхъ клѣтокъ.

Что касается внутренней структуры хрящевыхъ клѣтокъ, то она также подвергается значительнымъ измѣненіямъ, начиная уже съ ближайшихъ къ точкѣ окостенѣнія участковъ хряща, при чемъ немаловажное значеніе имѣютъ здѣсь нитчатые и зернистые элементы протоплазмы хрящевой клѣтки.

Нитчатыя и зернистыя образованія въ хрящевыхъ клѣткахъ, начиная съ Флеминга, наблюдавшаго ихъ въ живомъ видѣ въ хрящевыхъ клѣткахъ личинки саламандры и разсматривавшаго ихъ какъ выраженіе нитчатой структуры протоплазмы (митомъ) этихъ клѣтокъ, были впослѣдствіи много разъ описаны различными авторами подъ разными названіями: гранулъ Альтмана (Шульце, Митрофановъ, Мейеръ, Арнольдъ), псевдохромозомъ (Гейденгайнъ), эргастоплазмы (Пренанъ, Лагесъ), ретикулярнаго аппарата (Пенса), хромидій (Новиковъ), или же авторы описывали нитчатыя образованія хрящевыхъ клѣтокъ, не опредѣляя ближе ихъ природы и не давая имъ особаго названія (Эннеги, Смирновъ, Левенталь, Реттереръ и др.). Наконецъ, въ послѣднее время большинство изслѣдователей склоняется къ тому, что всѣ эти нитчатыя, палочковидныя и зернистыя образованія, описанныя авторами въ хрящевыхъ клѣткахъ различныхъ животныхъ, представляютъ собою элементы хондріома ихъ, т. е. являются митохондріями, хондріоконтами и проч., соотвѣтствующими таковымъ другихъ клѣтокъ, какъ то показали изслѣдованія Мевеса (1910), Самсонова (1910), Рено (1911), Дюбрейля (1911, 13), Шампи (1911), Лагеса (1911), Пенса (1913), Торрака (1914) и др., примѣнявшихъ къ хрящевымъ клѣт-

камъ разнообразные митохондріальные методы. Въ этомъ отношеніи хрящевыя клѣтки, обладая довольно развитымъ хондріомомъ, разбросаннымъ по всей клѣткѣ, мало отличаются отъ другихъ соединительнотканныхъ клѣтокъ, и только плотность основного вещества хряща, затрудняющая быстрое проникновеніе къ нимъ фиксирующихъ жидкостей, часто не позволяетъ, какъ на то указываютъ Мевесъ, Дюбрейль и др., обнаруживать здѣсь элементы хондріома съ тою легкостью, какъ въ другихъ случаяхъ.

Что же касается внутренняго ретикулярнаго аппарата, то первоначально подъ этимъ названіемъ Пенса (1901) описалъ въ хрящевыхъ клѣткахъ довольно обширную сѣть, обнаруженную имъ съ помощью хромо-серебрянаго метода, и имѣющую сходство съ описаннымъ Гольджи при помощи того же метода ретикулярнымъ аппаратомъ въ нервныхъ клѣткахъ. На основаніи этого сходства, а также и вслѣдствіе общности метода, Пенса опредѣлилъ обнаруженное имъ образованіе, какъ внутренній ретикулярный аппаратъ хрящевыхъ клѣтокъ, соотвѣтствующій таковому нервныхъ клѣтокъ. Нѣсколько позже Берженъ (1904), примѣняя методъ осмированія по Копшу, описалъ въ хрящевыхъ клѣткахъ ретикулярный аппаратъ въ формѣ небольшого сѣтевиднаго образованія, расположеннаго вблизи ядра. Впослѣдствіи Мевесъ (1907), Комесъ (1909), Дюбрейль (1911), Баринетти (1912) и др., пользуясь митохондріальными методами, установили идентичность описаннаго Пенса образованія съ хондріомомъ хрящевыхъ клѣтокъ. Впрочемъ, въ своей позднѣйшей работѣ Мевесъ (1910) указываетъ, что хондріоконты хрящевыхъ клѣтокъ никогда не обнаруживаютъ сѣтчатаго расположенія и что поэтому описанное Пенса (1901) сѣтевидное образованіе въ хрящевыхъ клѣткахъ, если только оно дѣйствительно существуетъ, а не является искусственнымъ продуктомъ обработки, представляетъ собою совершенно отличное образованіе, существующее наряду съ хондріомомъ. Пенса (1913), однако, самъ призналъ, что описанное имъ подъ именемъ ретикулярнаго аппарата образованіе соотвѣтствуетъ хондріому и далъ въ своей послѣдующей работѣ подробное описаніе какъ хондріома хрящевой

клѣтки, такъ и ея ретикулярнаго аппарата, при чемъ отмѣтилъ наклонность обоихъ этихъ образованій къ значительнымъ варьяціямъ въ своей формѣ, часто настолько сближающимъ ихъ, что морфологически расчленить эти образованія въ хрящевой клѣткѣ одно отъ другого иногда не представляется возможнымъ.

Примѣненными мною методами серебренія и осмированія въ молодыхъ хрящевыхъ клѣткахъ, внѣ точки окостенѣнія, легко окрашивается клубочковидное образованіе, расположенное въ непосредственной близости къ ядру, своими размѣрами обыкновенно не превосходящее послѣдняго и нерѣдко слегка его обхватывающее (рис. 1). По своему виду и расположенію этотъ клубочекъ вполнѣ соотвѣтствуетъ ретикулярному аппарату эмбріональныхъ, соединительнотканныхъ и другихъ клѣтокъ, описанному мною (1912) съ помощью метода Гольджи. Составные элементы этого образованія, которые въ отличіе отъ хондріозомъ слѣдуетъ вмѣстѣ съ Перрончито называть диктіозомами, имѣютъ видъ изогнутыхъ, шиповатыхъ нитей, анастомозирующихъ между собою и несущихъ неправильной формы утолщенія. Къ нимъ примыкаютъ и отдѣльныя, несвязанныя съ ними, зерна и глыбки, имѣющія также неправильную, угловатую форму. Иногда ретикулярный аппаратъ вовсе не имѣетъ связаннаго вида и весь состоитъ изъ группы подобныхъ глыбокъ и зеренъ. Характернымъ для него въ этомъ случаѣ является лишь локализированное положеніе въ хрящевой клѣткѣ, вблизи ядра, а также до нѣкоторой степени и форма составныхъ его элементовъ, диктіозомъ, иногда очень замѣтно отличающихся по своему грубому, угловатому виду отъ элементовъ хондріома. То шаровидное образованіе, которое Мевесъ изображаетъ въ молодыхъ хрящевыхъ клѣткахъ и которое онъ обозначаетъ подъ именемъ „центротеки“ (Мевесъ, 1910, рис. 11—14), вполнѣ соотвѣтствуетъ какъ по формѣ, такъ по размѣрамъ и по положенію въ клѣткѣ, ретикулярному аппарату ея. Въ этомъ меня убѣждаетъ также и то, что въ другихъ клѣткахъ,

напримѣръ, въ остеобластахъ, авторъ не находитъ подобнаго рѣзко очерченнаго образованія, но считаетъ, что ему соотвѣтствуетъ свѣтлое, лишенное хондріозомъ, пространство возлѣ ядра. А между тѣмъ, въ этомъ именно пространствѣ (сферѣ), какъ то я указывалъ для многихъ клѣтокъ и какъ то вполнѣ правильно указываетъ Рамонъ-Кахаль (1915) для остеобластовъ, и помѣщается ретикулярный аппаратъ, остающійся при методѣ Мевеса или совершенно незамѣтнымъ (въ остеобластахъ), или же весьма слабо окрашеннымъ (въ хрящевыхъ клѣткахъ).

Въ періодъ каріокинетическаго дѣленія хрящевой клѣтки это образованіе распадается на довольно мелкія отдѣльности (рис. 1, rm), имѣющія форму короткихъ палочекъ, глыбокъ и зернышекъ, и распространяющіяся по всей клѣткѣ, за исключеніемъ области веретена. Къ концу дѣленія клѣтки изъ нихъ формируется возлѣ каждаго дочерняго ядра по новому скопленію этихъ элементовъ, превращающемуся впослѣдствіи въ ретикулярный аппаратъ дочернихъ клѣтокъ. Въ дѣлящихся хрящевыхъ клѣткахъ, такимъ образомъ, въ отношеніи ихъ ретикулярнаго аппарата наблюдается явленіе, впервые отмѣченное Перончито (1910) въ развивающихся сѣменныхъ клѣткахъ *Paludina* подъ именемъ диктіокинеза и описанное затѣмъ мною (1912) во многихъ дѣлящихся тканевыхъ клѣткахъ (эпителіальныхъ, соединительнотканныхъ) высшихъ животныхъ, а также и подтвержденное Баринетти (1912), Рамонъ-Кахалемъ (1915) и др.

При амитотическомъ дѣленіи молодыхъ хрящевыхъ клѣтокъ, нерѣдко наблюдаемомъ въ периферическихъ частяхъ хрящевой модели будущей кости, а также и въ ближайшихъ къ точкѣ окостенѣнія участкахъ хряща, ретикулярный аппаратъ первоначально помѣщается во впадинѣ перешнуровывающагося ядра, а затѣмъ—между образовавшимися дочерними ядрами, не подвергаясь при этомъ распаду и обнаруживая лишь нѣкоторое увеличеніе въ своей массѣ. Съ дальнѣйшимъ расхожденіемъ ядеръ и начинающимся дѣленіемъ протоплазмы ретикулярный аппаратъ нѣсколько разрыхляется и какъ бы разрывается на двѣ части, превращающіяся въ ретикулярные аппараты

дочернихъ клѣтокъ. Въ этомъ отношеніи ретикулярный аппаратъ хрящевыхъ клѣтокъ обнаруживаетъ тѣ же особенности, какія мнѣ (1912) приходилось наблюдать при амитозѣ эпителіальныхъ и другихъ клѣтокъ, т. е., въ отличіе отъ каріокинетическаго дѣленія, явленія распада ретикулярнаго аппарата на мелкія отдѣльности при прямомъ дѣленіи хрящевыхъ клѣтокъ не наблюдается.

Кромѣ ретикулярнаго аппарата, тѣми же методами (серебренія, осмированія) окрашиваются въ молодыхъ хрящевыхъ клѣткахъ различной длины нити, изогнутыя палочки и зерна, разбросанныя по всей протоплазмѣ клѣтки (рис. 1,m). Они вполнѣ соотвѣтствуютъ тѣмъ образованіямъ, которыя обнаруживаются здѣсь методами Мевеса, Рего и другими митохондріальными методами, и относятся, слѣдовательно, къ элементамъ хондріома. Располагаются они по всей клѣткѣ, но неправильно и неравномѣрно, и только въ окружности ретикулярнаго аппарата часто наблюдается нѣкоторое скопленіе этихъ элементовъ, при чемъ болѣе длинные хондріоконты располагаются нерѣдко въ радіальномъ направленіи по отношенію къ ретикулярному аппарату.

При каріокинетическомъ дѣленіи хрящевой клѣтки, какъ описываютъ Пенса (1913), Торрака (1914) и какъ то мнѣ нерѣдко приходилось наблюдать не серебренныхъ и осмированныхъ препаратахъ, хондріомъ распадается на мелкія отдѣльности (палочки и зерна) (рис. 1,rm), располагающіяся болѣе или менѣе равномѣрно по всей клѣткѣ, за исключеніемъ веретена, гдѣ онѣ обыкновенно отсутствуютъ. Съ образованіемъ дочернихъ ядеръ и дѣленіемъ клѣтки элементы хондріома постепенно принимаютъ въ дочернихъ клѣткахъ свой обычный видъ и расположеніе, присущіе покоящимся клѣткамъ.

Весьма характернымъ является то, что при методахъ серебренія и осмированія въ хрящевыхъ клѣткахъ обнаруживаются въ однихъ случаяхъ исключительно ретикулярные аппараты, въ другихъ—только элементы хондріома, иногда же, болѣе рѣдко, одновременно импрегнируются и тѣ и другія образованія; при чемъ указанные случаи импрегнаціи часто можно наблюдать на одномъ и томъ же

препаратѣ, въ отдѣльныхъ участкахъ хряща. Это явленіе, однако, не слѣдуетъ связывать съ какимъ-либо различіемъ въ состояніи хрящевыхъ клѣтокъ, т. е. нельзя объяснять его въ томъ смыслѣ, что однѣ хрящевыя клѣтки содержатъ въ данный моментъ только ретикулярный аппаратъ, другія—только хондріомъ, третьи же одновременно обладаютъ обоими названными образованіями: изслѣдованіе цѣлаго ряда препаратовъ, одинаково обработанныхъ указанными методами, позволяетъ убѣдиться въ постоянной наличности въ молодыхъ хрящевыхъ клѣткахъ какъ ретикулярнаго аппарата, такъ и хондріома, и притомъ приблизительно въ одной и той же вышеуказанной формѣ. Различные же случаи неодинаковаго отношенія этихъ образованій въ разныхъ хрящевыхъ клѣткахъ къ названнымъ реактивамъ необходимо отнести отчасти къ капризному характеру методовъ импрегнаціи азотнокислымъ серебромъ и осміевой кислотой, проявляющемуся также, какъ извѣстно, и во многихъ другихъ случаяхъ примѣненія этихъ реактивовъ, отчасти же къ весьма вѣроятной разницѣ въ химическомъ составѣ хондріома и ретикулярнаго аппарата. Отсутствуетъ ретикулярный аппаратъ въ молодыхъ хрящевыхъ клѣткахъ, какъ отдѣльное, локализированное внутриклѣточное образованіе, только въ періодъ ихъ каріокинетическаго дѣленія, когда онъ распадается, какъ сказано выше, на мелкія отдѣльности, теряющіяся среди мелкихъ же элементовъ хондріома при одновременной ихъ окраскѣ. Но и въ этихъ случаяхъ часто удается выдѣлить среди обильной митохондріальной зернистости клѣтки, окрашенной серебромъ или осміевой кислотой, болѣе крупныя угловатыя зерна и глыбки, принадлежащія распавшемуся ретикулярному аппарату (диктіозомы), и тонкія изогнутыя или прямыя палочки и болѣе мелкія зернышки, относящіяся къ хондріому (рис. 1 и рис. 8,rm), что представляется особенно яснымъ, если слѣдить за измѣненіями этихъ образованій на послѣдовательныхъ фазахъ каріокинетическаго дѣленія клѣтки.

Наконецъ, нерѣдки случаи, когда вмѣсто клубочковиднаго ретикулярнаго аппарата и опредѣленной формы элементовъ хондріома во всѣхъ хрящевыхъ клѣткахъ

наблюдается лишь неопредѣленной формы грубая зернистость, набивающая собою всю клѣтку и принимающая иногда характеръ вакуолъ (рис. 14, l, v). Сравнивая между собою многочисленные препараты, подвергнутые различной обработкѣ, нетрудно придти къ заключенію, что въ послѣднемъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ неудачной фиксаціей и окраской разбираемыхъ образованій, искусственно пріобрѣтающихъ при этомъ неприсущую и нехарактерную для нихъ форму, что неоднократно отмѣчали также Леви, Дюбрейль и другіе авторы. Такимъ образомъ, всестороннее изслѣдованіе хрящевыхъ клѣтокъ на препаратахъ, импрегнированныхъ осміевой кислотой или азотнокислымъ серебромъ, а также и обработанныхъ различными митохондріальными методами, позволяетъ убѣдиться въ постоянномъ присутствіи въ нихъ какъ хондріома, такъ и ретикулярнаго аппарата, въ той или иной формѣ. Наблюдающееся же иногда отсутствіе одного изъ этихъ образованій надо признать случайнымъ, обязаннымъ несовершенству методовъ.

На основаніи способности хондріома и ретикулярнаго аппарата окрашиваться азотнокислымъ серебромъ и осміевой кислотой, а также и въ виду того, что ретикулярный аппаратъ при каріокинетическомъ дѣленіи клѣтки распадается на отдѣльности (диктіозомы), иногда очень трудно отличимыя отъ короткихъ хондріоконтовъ и митохондрій, можно было бы придти къ заключенію, что ретикулярный аппаратъ и хондріомъ хрящевой клѣтки, какъ то я (1914) уже указывалъ для остеобластовъ, эмбріональныхъ и нѣкоторыхъ другихъ клѣтокъ, и какъ то вообще допускаютъ Мевесъ, Дюсбергъ, Дюбрейль и др., представляютъ собою весьма близкія, если не идентичныя, образованія. Въ самомъ дѣлѣ, если исключить тѣ случаи, когда хондріомъ хрящевой клѣтки ошибочно принимался за ретикулярный аппаратъ (Пенса, 1901), подававшіе поводъ сторонникамъ идентичности этихъ образованій подтверждать этимъ свой взглядъ, несмотря на то, что впослѣдствіи и было обнаружено въ хрящевой клѣткѣ обособленное образованіе, дѣйствительно соотвѣтствующее ретикулярному аппарату другихъ клѣтокъ (Бергенъ, Бари-

нетти, Пенса и др.), то все же между названными образованіями существуетъ много общаго. Ретикулярный аппаратъ хрящевой клѣтки является какъ бы болѣе густымъ участкомъ хондріома, расположеннымъ, какъ и въ нѣкоторыхъ другихъ клѣткахъ, въ области центросферы. Въ немъ часто можно видѣть небольшое округлое поле (внутренняя часть сферы), окруженное со всѣхъ сторонъ изогнутыми нитями ретикулярнаго аппарата, иногда незамѣтно переходящими въ нити хондріома. Кромѣ того, при увеличеніи массы хондріома въ клѣткѣ во время ея роста главнымъ мѣстомъ усиленнаго накопленія митохондрій и хондріоконтовъ является окружность ретикулярнаго аппарата, вещество котораго, повидимому, участвуетъ въ образованіи элементовъ хондріома. Нѣкоторые длинные хондріоконты при этомъ бываютъ связаны своими концами съ ретикулярнымъ аппаратомъ, какъ бы вырастаютъ изъ него.

Въ другихъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, при возстановленіи клубочковидныхъ ретикулярныхъ аппаратовъ въ дочернихъ клѣткахъ при каріокинезѣ изъ разсѣянныхъ по клѣткѣ отдѣльностей, наоборотъ, нѣкоторые короткіе хондріоконты, повидимому, принимаютъ участіе въ формированіи локализированнаго ретикулярнаго аппарата, какъ то можно наблюдать въ дѣлящихся клѣткахъ, съ одновременно окрашенными элементами хондріома и ретикулярнаго аппарата. Вообще, оба эти образованія въ хрящевой клѣткѣ обнаруживаютъ не только замѣтную морфологическую близость, на которую указываетъ и Пенса (1913), но и весьма вѣроятную способность къ взаимному переходу другъ въ друга, что особенно доступно бываетъ для наблюденія при употребленіи методовъ, одновременно ихъ окрашивающихъ.

Несмотря, однако, на указанную близость ретикулярнаго аппарата къ хондріому я, тѣмъ не менѣе, нахожу вполнѣ правильнымъ и необходимымъ раздѣлять оба эти образованія другъ отъ друга. Основаніемъ для такого взгляда на нихъ могутъ служить слѣдующія соображенія.

1. При употребленіи различныхъ митохондріальныхъ методовъ (Бенда, Мевеса, Рего, Шампи и др., а

также и при методѣ Альтмана) ретикулярный аппаратъ обнаруживаетъ весьма слабую способность окрашиваться желѣзнымъ гематоксилиномъ, фуксиномъ и другими примѣняемыми при этомъ красками, и чаще всего остается въ этихъ условіяхъ совершенно невидимымъ, а между тѣмъ онъ при этомъ въ клѣткѣ хорошо сохраняется, что можетъ быть доказано путемъ импрегнаціи его осміевой кислотой послѣ многихъ митохондріальныхъ фиксацій. Это, несомнѣнно, указываетъ на значительную разницу въ химическомъ составѣ хондріома и ретикулярнаго аппарата.

2. На ту же разницу химическаго состава этихъ образованій указываютъ и весьма частые случаи разновременной ихъ окраски при методахъ, одинаково способныхъ окрашивать какъ митохондріи, такъ и ретикулярный аппаратъ (Гольджи, Шёваля, Рамонъ-Кахаля).

3. Локализированное положеніе ретикулярнаго аппарата (въ области сферы) и часто наблюдаемыя рѣзкія очертанія его границъ позволяютъ отчетливо его выдѣлять среди распредѣленнаго по всей клѣткѣ хондріома.

4. Морфологическое несходство разбираемыхъ образованій проявляется въ неодинаковой формѣ составныхъ элементовъ ретикулярнаго аппарата (диктіозомъ), болѣе грубыхъ на видъ и имѣющихъ неправильную, угловатую форму, и элементовъ хондріома, болѣе рѣзко и правильно очерченныхъ, при чемъ эту разницу въ ихъ формѣ можно наблюдать также и при каріокинетическомъ дѣленіи клѣтки, когда оба эти образованія распадаются на большое количество мелкихъ отдѣльностей, разсѣянныхъ въ протоплазмѣ.

Все это, какъ мнѣ кажется, не позволяетъ иденфицировать ретикулярный аппаратъ хрящевой клѣтки съ ея хондріомомъ и заставляетъ разсматривать ихъ, какъ самостоятельныя внутриклѣточныя образованія. Наблюдаемыя же картины ихъ перехода другъ въ друга могутъ быть объяснены не въ смыслѣ идентичности этихъ образованій, а лишь въ смыслѣ способности каждаго изъ нихъ къ измѣненію своего состава, проявляющейся также при секреціи и въ нѣкоторыхъ другихъ случаяхъ.

Измѣненія хондріома и ретикулярнаго аппарата хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ окостенѣнія.

Если ретикулярный аппаратъ и хондріомъ хрящевой клѣтки обнаруживаютъ весьма характерныя измѣненія въ періодъ каріокинетическаго и амитотическаго дѣленія клѣтки, то возникаетъ вопросъ, какія особенности проявляются въ этихъ образованіяхъ въ періодъ тѣхъ послѣдовательныхъ измѣненій, которымъ подвергаются хрящевыя клѣтки въ точкѣ окостенѣнія при энхондральномъ развитіи костной ткани?

Существующія въ этомъ отношеніи немногочисленныя наблюденія далеко еще не достаточны для составленія полной картины этихъ измѣненій и уясненія ихъ характера. Рено (1911), Дюбрейль (1913), Пенса (1913) наблюдали, при помощи различныхъ митохондріальныхъ методовъ, длинные, нитевидные хондріоконты въ пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣткахъ, наряду съ болѣе мелкими митохондріальными элементами, возникающими, по наблюденіямъ Пенса, изъ длинныхъ хондріоконтовъ путемъ зернистаго распада ихъ концовъ. Но какова судьба этихъ образованій при дальнѣйшихъ измѣненіяхъ пузырчатой хрящевой клѣтки, авторы съ точностью не указываютъ. Дюбрейль допускаетъ дѣятельное участіе хондріозомъ въ секреторной дѣятельности пузырчатой хрящевой клѣтки и связываетъ съ ними образованіе рагіокриновыхъ вакуолъ и секреторныхъ зеренъ, но непосредственно онъ этого участія не наблюдалъ, т. е. не видѣлъ послѣдовательныхъ переходовъ между хондріозомами и элементами секрета, и судитъ о немъ лишь по уменьшенію массы хондріома въ клѣткѣ. Пенса (1913), описывая значительное увеличеніе массы хондріома въ пузырчатыхъ клѣткахъ въ сравненіи съ дискоидальными клѣтками серіальной зоны хряща, замѣчаетъ, что этотъ фактъ мало соотвѣтствуетъ распространенному мнѣнію о дегенераціи и отмираніи пузырчатыхъ клѣтокъ, а, напротивъ, сильное развитіе хондріома скорѣе указываетъ на повышенную жизнедѣятельность этихъ клѣтокъ. Во всякомъ случаѣ, если пузырчатыя клѣтки

и погибаютъ, то смерть, по мнѣнію Пенса, должна поражать ихъ внезапно, такъ какъ даже въ зонѣ разрушающагося хряща эти клѣтки еще обладаютъ сильно развитымъ хондріомомъ. Къ другому мнѣнію пришелъ Торрака (1914), который указываетъ, что хрящевыя клѣтки въ точкѣ окостенѣнія постепенно подвергаются регрессивнымъ измѣненіямъ, а вмѣстѣ съ этимъ и ихъ хондріомъ обнаруживаетъ дезинтегративныя явленія (хондріорексисъ), превращаясь въ пузырчатыхъ клѣткахъ лишь въ небольшую группу резидуальной зернистости.

Что же касается ретикулярнаго аппарата, то, по наблюденіямъ Пенса (1913) и Рамонъ-Кахаля (1915), это образованіе значительно увеличивается въ своихъ размѣрахъ при превращеніи дискоидальныхъ клѣтокъ въ пузырчатыя; составляющія его нити выступаютъ болѣе отчетливо, и все образованіе принимаетъ видъ широкопетлистой сѣти, располагающейся вокругъ ядра и заполняющей значительную часть клѣтки. Относительно дальнѣйшей судьбы этого образованія въ пузырчатыхъ клѣткахъ точныхъ данныхъ очень мало. Какъ Пенса, такъ и Рамонъ-Кахаль одинаково указываютъ на его распадъ, но въ то время какъ Пенса наблюдалъ этотъ распадъ лишь въ пузырчатыхъ клѣткахъ съ разрушенными капсулами и склоненъ объяснять его недостаточной импрегнаціей,—Рамонъ-Кахаль указываетъ на крайнюю редукцію и распадъ ретикулярнаго аппарата въ пузырчатыхъ клѣткахъ еще до разрушенія основного вещества хряща, связывая этотъ распадъ съ постепеннымъ отмираніемъ и гибелью хрящевыхъ клѣтокъ.

Измѣненія хондріома и ретикулярнаго аппарата въ хрящевыхъ клѣткахъ точки окостенѣнія, несомнѣнно, тѣсно связаны съ измѣненіями самихъ хрящевыхъ клѣтокъ и стоятъ въ соотвѣтствіи съ дальнѣйшей судьбой этихъ клѣтокъ, которая, однако, можетъ быть неодинаковой для каждой изъ нихъ.

Прежде всего, наблюдается постепенное накопленіе элементовъ хондріома и увеличеніе размѣровъ ретикуляр-

наго аппарата въ хрящевыхъ клѣткахъ по направленію отъ неизмѣненныхъ участковъ хряща къ зонѣ дисковидныхъ клѣтокъ. Особенно замѣтнымъ это увеличеніе массы того и другого образованія становится въ крупныхъ дисковидныхъ клѣткахъ, при чемъ сравнительно длинные хондріоконты клѣтокъ предыдущей зоны замѣняются здѣсь многочисленными короткими, прямыми и изогнутыми, палочками, имѣющими нерѣдко зернистый, четковидный характеръ (рис. 2,m). Наряду съ ними встрѣчаются и отдѣльныя зернышки, разбросанныя неправильно, или же расположенныя рядами. Вообще хондріомъ этихъ клѣтокъ пріобрѣтаетъ сильно раздробленный характеръ и представленъ по преимуществу мелкими формами хондріозомъ.

Ретикулярный аппаратъ также постепенно увеличивается въ размѣрахъ и принимаетъ въ дисковидныхъ клѣткахъ болѣе рыхлый видъ, вслѣдствіе чего составные его элементы (диктіозомы), образующіе сѣть, становятся болѣе замѣтными (рис. 2,r). Ретикулярный аппаратъ сохраняетъ при этомъ свое обычное положеніе въ клѣткѣ въ непосредственной близости къ ядру, въ то время какъ хондріомъ заполняетъ собой почти всю клѣтку.

При переходѣ дисковидныхъ клѣтокъ въ пузырчатыя въ хондріомѣ наблюдаются замѣтныя измѣненія. Уже въ болѣе крупныхъ дисковидныхъ клѣткахъ можно видѣть появленіе длинныхъ хондріоконтовъ, какъ бы стремящихся принять радіальное расположеніе въ клѣткѣ (рис. 3), при чемъ наряду съ длинными хондріоконтами въ томъ же направленіи располагаются и нѣкоторые короткіе хондріоконты, образующіе собою непрерывные ряды. Отъ соединенія короткихъ хондріоконтовъ другъ съ другомъ, повидимому, и возникаютъ длинныя и толстыя нити, которыя въ пузырчатыхъ клѣткахъ достигаютъ сильнаго развитія и являются наиболѣе характерными элементами ихъ хондріома; онѣ наблюдались Лагесомъ, Рено въ живыхъ клѣткахъ, а также Дюбрейлемъ, Пенса и др. съ помощью различныхъ митохондріальныхъ методовъ.

Длинные хондріоконты располагаются въ пузырчатыхъ клѣткахъ какъ въ вокругъядерномъ участкѣ прото-

плазмы, гдѣ они имѣютъ сильно изогнутый видъ и неправильно переплетаются между собой, такъ и особенно въ периферическихъ частяхъ клѣтки, гдѣ они обнаруживаютъ замѣтно радіальное расположеніе (рис. 4), будучи связаны однимъ своимъ концомъ съ вокругъядернымъ участкомъ протоплазмы, а другимъ—съ поверхностными частями клѣтки. Къ периферіи клѣтки хондріоконты направляются, однако, не отъ всего вокругъядернаго участка протоплазмы, но преимущественно лишь отъ одного его пункта, а именно, отъ той части его, гдѣ расположенъ ретикулярный аппаратъ, отъ котораго длинные хондріоконты, какъ отъ центра, и расходятся по всѣмъ направленіямъ, въ видѣ отдѣльныхъ нитей, или же въ видѣ небольшихъ пучковъ ихъ (рис. 5, 6, 11, 12). Нерѣдко можно наблюдать также парное расположеніе длинныхъ хондріоконтовъ, имѣющихъ видъ двухъ, одинаковой толщины, параллельныхъ нитей, прямыхъ или слегка изгибающихся въ одномъ и томъ же направленіи (рис. 7), напоминающихъ своимъ видомъ расщепляющіяся хромозомы.

Достигнувъ периферіи клѣтки, часть хондріоконтовъ здѣсь свободно заканчивается у самой поверхности клѣтки, другая же часть круто загибается и, слѣдуя дальше параллельно поверхности клѣтки, образуетъ въ периферическихъ частяхъ протоплазмы болѣе или менѣе густое сплетеніе (рис. 11). Наконецъ, нѣкоторые хондріоконты, приближаясь къ поверхности клѣтки, дихотомически или т-образно дѣлятся на двѣ вѣтки, загибающіяся въ разныя стороны и теряющіяся въ периферическихъ частяхъ протоплазмы (рис. 5,m).

Что касается ретикулярнаго аппарата, то при переходѣ хрящевой клѣтки изъ дисковиднаго состоянія въ пузырчатое онъ значительно увеличивается въ своихъ размѣрахъ, разрыхляется и обнаруживаетъ наклонность къ распаду на довольно крупныя отдѣльности (диктіозомы), неправильной, угловатой или округлой формы, которыя первоначально группируются возлѣ ядра, отчасти сохраняя между собою нѣкоторую связь (рис. 4,r). Вскорѣ, однако, отдѣльныя диктіозомы оставляютъ вокругъядерный участокъ протоплазмы и перемѣщаются къ перифе-

ріи клѣтки, располагаясь въ промежуткахъ между хондріоконтами (рис. 10,г). Въ этомъ состояніи хрящевой клѣтки вообще наблюдается болѣе тѣсная связь между ея хондріомомъ и ретикулярнымъ аппаратомъ, выражающаяся во взаимномъ проникновеніи этихъ образованій другъ въ друга при ихъ постепенномъ разрастаніи въ клѣткѣ. Ретикулярный аппаратъ въ пузырчатыхъ клѣткахъ часто не имѣетъ ясно выраженныхъ границъ, какія можно наблюдать еще въ большинствѣ дисковидныхъ клѣтокъ. Не только въ периферическихъ частяхъ пузырчатой клѣтки, но и вблизи ядра, гдѣ элементы ретикулярнаго аппарата попрежнему сохраняютъ болѣе густое расположеніе, они пронизываются по всѣмъ направленіямъ многочисленными хондріоконтами, вслѣдствіе чего разграничить эти образованія другъ отъ друга иногда не представляется возможнымъ (рис. 4).

Это, однако, не препятствуетъ различать элементы того или другого образованія въ ихъ общей массѣ, такъ какъ, несмотря на крайнюю близость ихъ другъ къ другу, они попрежнему сохраняютъ свои характерныя морфологическія особенности, о которыхъ упоминалось выше.

Подобныя измѣненія хондріома и ретикулярнаго аппарата, наблюдаемыя въ пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣткахъ, наступаютъ далеко не одновременно во всѣхъ клѣткахъ этой зоны хряща и, кромѣ того, подвержены многочисленнымъ колебаніямъ и варьяціямъ. Такъ, нерѣдко наблюдается лишь частичный и незначительный распадъ ретикулярнаго аппарата, главная масса котораго сохраняетъ связный клубочковидный или сѣтчатый видъ. Съ другой стороны, длинные хондріоконты пузырчатыхъ клѣтокъ могутъ распадаться на неправильной формы отдѣльныя частички, распредѣляющіяся по всей клѣткѣ. Иногда же происходитъ одновременный распадъ обоихъ образованій, и клѣтка наполняется обильной, разнокалиберной зернистостью.

Наиболѣе характерной и постоянной особенностью пузырчатыхъ клѣтокъ, по крайней мѣрѣ въ первый періодъ ихъ существованія, является гипертрофированное состояніе хондріома и ретикулярнаго аппарата ихъ. Раз-

личныя же формы, которыя принимаютъ здѣсь эти образованія, тѣсно связаны съ функціональной дѣятельностью хрящевыхъ клѣтокъ и съ ихъ дальнѣйшей судьбой. Въ этомъ отношеніи необходимо отмѣтить три направленія, по которымъ идутъ измѣненія пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ въ энхондральномъ процессѣ большинства костей и которыя приводятъ ихъ къ различнымъ дефинитивнымъ состояніямъ: 1) усиленная секреторная дѣятельность, постепенный распадъ протоплазмы и гибель хрящевыхъ клѣтокъ; 2) каріокинетическое дѣленіе пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ, превращеніе ихъ въ остеобластовъ и дальнѣйшее развитіе ихъ въ костныя клѣтки, и 3) прямое превращеніе пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя.

Эти три типа измѣненій, которымъ подвергаются пузырчатыя хрящевыя клѣтки, можно наблюдать почти во всякомъ энхондральномъ процессѣ одновременно, но въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ обыкновенно преобладаетъ одинъ изъ нихъ, въ зависимости отъ участка скелета, въ которомъ процессъ происходитъ, а также и въ зависимости отъ того момента, начальнаго или болѣе поздняго, въ которомъ онъ протекаетъ. Такъ, діафизарному процессу трубчатыхъ костей, особенно въ ранній его періодъ, свойствененъ по преимуществу первый изъ указанныхъ типовъ, сопровождающійся некрозомъ хрящевыхъ клѣтокъ. Въ позднѣйшихъ стадіяхъ этого процесса, особенно же въ эпифизарныхъ хрящевыхъ пластинкахъ, преобладаютъ послѣдніе два типа. Въ эпифизахъ длинныхъ костей, въ нѣкоторыхъ короткихъ и въ мелкихъ костяхъ скелета наблюдаются преимущественно второй и третій типы, а въ отдѣльныхъ случаяхъ (напримѣръ, въ нѣкоторыхъ участкахъ хрящевой закладки нижней челюсти) преобладаетъ исключительно третій типъ, приводящій къ прямому превращенію хряща въ кость.

Ближайшей задачей настоящей статьи является не столько опредѣленіе того или иного характера энхондральнаго процесса разныхъ частей скелета, сколько выясненіе внутренняго механизма метаморфоза хрящевыхъ клѣтокъ и другихъ, участвующихъ въ немъ элементовъ,

для каковой цѣли могутъ служить различные отдѣлы развивающагося скелета.

Объизвествленіе основного вещества хряща и гибель хрящевыхъ клѣтокъ.

Появленіе кальціевыхъ соединеній въ основномъ веществѣ хряща при энхондральномъ окостенѣніи въ формѣ зеренъ различныхъ размѣровъ, шарообразныхъ тѣлъ и проч. наблюдали Зольгеръ, Рено и Дюбрейль (1908), Пренанъ и многіе другіе съ помощью различныхъ методовъ окраски, а также и съ помощью импрегнаціи недекальцинированной кости азотнокислымъ серебромъ по способу Косса (1901). Гарднеръ (1906) наблюдалъ внутри хрящевыхъ клѣтокъ въ точкѣ объизвествленія особую зернистость, которую считаетъ за соли кальція, образующіяся, по его мнѣнію, въ протоплазмѣ хрящевыхъ клѣтокъ.

Тѣмъ не менѣе, характеръ процесса объизвествленія основного вещества хряща представляется въ значительной степени неяснымъ. Въ послѣднее время весьма интересныя изслѣдованія въ этомъ отношеніи принадлежатъ Рено (1911), который производилъ свои наблюденія на недекальцинированныхъ препаратахъ энхондральной кости, въ прижизненномъ ея состояніи, сохраняя препаратъ въ изотоническомъ растворѣ, подкрашиваемомъ различными красками. По его наблюденіямъ, въ основномъ веществѣ хряща, вблизи капсулъ пузырчатыхъ клѣтокъ, первоначально появляются довольно крупныя шаровидныя образованія—шары объизвествленія, наполненные жидкимъ содержимымъ, съ плавающими въ немъ мелкими зернышками. Внутри этихъ шаровъ развиваются затѣмъ крупныя сферической формы зерна—зерна объизвествленія, состоящія изъ минеральныхъ веществъ и липоидной оболочки. Эти зерна, увеличиваясь въ размѣрахъ и накопляясь въ большомъ количествѣ, соединяются другъ съ другомъ и образуютъ на поверхности хрящевыхъ перекладинъ сплошной слой твердаго вещества. Осевая же часть хрящевой перекладины подвергается

разжиженію (хондролизу). Такъ какъ авторъ наблюдалъ подобныя образованія только внѣ хрящевыхъ капсулъ, то онъ приходитъ къ выводу, что хрящевыя клѣтки секретируютъ лишь жидкія вещества, на счетъ которыхъ и развиваются сначала шары, а затѣмъ и зерна объизвествленія въ основномъ веществѣ хряща. Хотя авторъ и не далъ ни одного изображенія этихъ образованій, но изъ его подробнаго описанія вполнѣ выясняется картина всего процесса объизвествленія хряща, раньше, насколько мнѣ извѣстно, въ такой формѣ никѣмъ не наблюдавшаяся.

На моихъ препаратахъ, обработанныхъ азотнокислымъ серебромъ и не подвергшихся декальцинаціи, или же весьма слабо декальцинированныхъ, описанные Рено шары объизвествленія съ заключающимися въ нихъ зернами объизвествленія можно ясно наблюдать въ основномъ веществѣ хряща въ зонѣ пузырчатыхъ клѣтокъ, внѣ ихъ капсулъ (рис. 18, 22) и, такимъ образомъ, эти препараты вполнѣ подтверждаютъ то, что наблюдалъ Рено въ прижизненномъ состояніи ткани. Однако же, подобныя образованія встрѣчаются и внутри хрящевыхъ капсулъ, въ протоплазмѣ хрящевыхъ клѣтокъ, вслѣдствіе чего весь процессъ объизвествленія основного вещества хряща, описанный Рено, долженъ представляться въ нѣсколько иномъ видѣ.

Я уже указывалъ, что въ нѣкоторыхъ пузырчатыхъ клѣткахъ протоплазма наполнена многочисленными зернами, неправильной, угловатой формы, интенсивно окрашивающимися серебромъ и осміевой кислотой. Возникаютъ эти зерна, насколько можно судить по ряду послѣдовательныхъ картинъ, изъ ретикулярнаго аппарата, вслѣдствіе полнаго или частичнаго его распада. Возможно, что къ нимъ примѣшиваются и зернистые элементы хондріома, но послѣдній въ общемъ долго сохраняетъ нитчатый характеръ и даже въ гибнущихъ клѣткахъ распадается гораздо позже.

Въ периферическихъ частяхъ такой клѣтки вокругъ отдѣльныхъ зеренъ возникаютъ прозрачныя вакуоли, сферической формы, съ хорошо выраженной границей. Обыкновенно у поверхности клѣтки можно наблюдать одновременно значительное количество подобныхъ вакуолъ самыхъ разнообразныхъ размѣровъ. Мелкія изъ нихъ

имѣютъ видъ лишь незначительнаго свѣтлаго ободка, окаймляющаго одно зерно, крупныя же—достигаютъ приблизительно размѣровъ ядра хрящевой клѣтки и даже превосходятъ его. Содержимое вакуолы представляется совершенно гомогеннымъ, за исключеніемъ центральной части, гдѣ помѣщаются сильно импрегнирующіяся серебромъ зерна. Въ мелкихъ вакуолахъ наблюдается обыкновенно только одно зерно (рис. 16, v_1), въ болѣе же крупныхъ—группа мельчайшихъ зернышекъ (рис. 16, v_2). Эта группа зернышекъ имѣетъ неправильную форму и неодинаковые размѣры въ разныхъ вакуолахъ. Но встрѣчаются вакуолы, въ которыхъ занимающая центръ группа зернышекъ принимаетъ сферическую форму (рис. 16, v_3), при чемъ зернышки ея окрашиваются серебромъ менѣе интенсивно, чѣмъ въ предыдущемъ случаѣ. Иногда въ центрѣ такого образованія наблюдается одно или нѣсколько зернышекъ, интенсивно окрашенныхъ. Наконецъ, въ нѣкоторыхъ крупныхъ вакуолахъ вмѣсто мелкихъ зеренъ помѣщается гомогенное сферическое тѣльце, съ интенсивно импрегнирующейся границей (рис. 16, v_4). Относительные размѣры этого тѣльца сильно варьируютъ: то его діаметръ въ нѣсколько разъ меньше діаметра вакуолы, въ которой оно помѣщается, то оно занимаетъ въ ней значительное пространство, и границы тѣльца отдѣляются отъ границъ вакуолы лишь узкой свѣтлой зоной.

Между всѣми указанными формами этихъ вакуолъ можно наблюдать рядъ послѣдовательныхъ переходовъ. Такъ, въ нѣкоторыхъ мелкихъ вакуолахъ нерѣдко помѣщается не одно, а два или три близко расположенныхъ зерна; въ центрѣ гомогеннаго сферическаго тѣльца крупныхъ вакуолъ иногда наблюдается небольшое, сильно импрегнирующееся, зернышко и т. д. Слѣдуетъ лишь отмѣтить, что строгая закономѣрность между размѣрами вакуолъ и ихъ составомъ отсутствуетъ: часто сравнительно небольшія вакуолы содержатъ уже гомогенное сферическое тѣльце, тогда какъ въ болѣе крупныхъ изъ нихъ наблюдается лишь группа зернистости.

Сопоставляя всѣ эти картины между собою, необходимо придти къ выводу, что различные вышеописанные

типы вакуолъ представляютъ собою лишь выраженіе разныхъ стадій одного и того же процесса, а именно, секреціи со стороны хрящевой клѣтки особаго гомогеннаго вещества, способнаго принимать сферическую форму. Активными элементами въ этой дѣятельности хрящевой клѣтки являются зерна, происшедшія отъ распада ретикулярнаго аппарата и отчасти хондріома. Подобное зерно продуцируетъ вокругъ себя гомогенную субстанцію, которая и составляетъ вакуолу тѣмъ большихъ размѣровъ, чѣмъ крупнѣе было зерно, вещество котораго при этомъ постепенно расходуется. Весь процессъ протекаетъ въ нѣсколько послѣдовательныхъ стадій. Въ первой изъ нихъ вокругъ зерна образуется прозрачная вакуола, постепенно увеличивающаяся въ своихъ размѣрахъ. Оставшаяся часть зерна распадается затѣмъ на мелкія гранулы, группирующіяся въ центрѣ вакуолы. Изъ этихъ гранулъ возникаетъ внутри вакуолы сферическое тѣльце, въ которомъ гранулы постепенно исчезаютъ, само же тѣльце при этомъ увеличивается въ размѣрахъ. Иногда, въ очень крупныхъ вакуолахъ, на счетъ оставшихся гранулъ въ центрѣ такого сферическаго тѣльца появляется новое, третье по счету, сферическое образованіе. По мѣрѣ накопленія гомогеннаго вещества вакуолы способность зернышекъ къ импрегнаціи азотнокислымъ серебромъ постепенно уменьшается, но она переносится на пограничныя линіи всѣхъ, концентрически вложенныхъ другъ въ друга, сферическихъ образованій, возникшихъ изъ этихъ гранулъ. Въ зрѣлыхъ вакуолахъ граница сферическаго тѣльца, сильно увеличившагося въ размѣрахъ, сливается съ границей самой вакуолы.

По мѣрѣ накопленія такихъ вакуолъ въ периферическихъ частяхъ клѣтки, прослойки протоплазмы, отдѣляющія ихъ другъ отъ друга, а также и отъ основного вещества хряща, постепенно утончаются и исчезаютъ, вслѣдствіе чего вакуолы входятъ въ соприкосновеніе между собою и съ основнымъ веществомъ хряща. Послѣднее является для нихъ, повидимому, вполнѣ проницаемымъ, такъ какъ нерѣдко можно видѣть вакуолу, одна половина которой вдается въ хрящевую полость, другая же погружена въ основное вещество хряща (рис. 18,v_1, рис.

19,v). Перемѣщаясь изъ хрящевой полости въ основное вещество хряща, содержимое вакуолъ пропитываетъ такимъ образомъ хрящевыя перекладины, сохраняя при этомъ свою сферическую форму, или же слегка деформируясь отъ взаимнаго сдавливанія. Въ осевой части широкой хрящевой перекладины наблюдаются преимущественно сферической формы тѣла (шары объизвествленія), въ поверхностныхъ же ея частяхъ, а также и въ тонкихъ хрящевыхъ перекладинахъ, границы между шарами принимаютъ характеръ многоугольниковъ и нерѣдко совершенно исчезаютъ, вслѣдствіе чего основное вещество хряща оказывается здѣсь сплошь пропитаннымъ субстанціей бывшихъ вакуолъ.

Что собой представляетъ вещество вакуолъ по своему химическому составу, сказать, конечно, очень трудно за отсутствіемъ точныхъ микрохимическихъ реакцій. Судя по его происхожденію отъ элементовъ ретикулярнаго аппарата и хондріома, можно предполагать, что оно не лишено липоидныхъ веществъ. Но много вѣроятій также за то, что эти вакуолы являются шарами объизвествленія и содержатъ, слѣдовательно, тѣ или иныя кальціевыя соединенія. Послѣднія, однако, пока вакуола находится въ хрящевой полости, могутъ быть заключены въ ней только въ жидкомъ, растворенномъ состояніи, иначе очень трудно было бы объяснить весьма очевидныя картины перемѣщенія содержимаго этихъ вакуолъ изъ хрящевой полости въ основное вещество хряща.

Могутъ ли подобныя вакуолы (шары объизвествленія) образоваться самостоятельно въ основномъ веществѣ хряща, какъ то наблюдалъ Рено, судить не берусь, но фактъ возникновенія ихъ внутри хрящевыхъ полостей представляется совершенно несомнѣннымъ. Тѣло хрящевой клѣтки при этомъ постепенно редуцируется. Длинные хондріоконты ея окончательно распадаются на короткія палочки и зерна (рис. 16, rm), ядро сморщивается и исчезаетъ. Тѣло клѣтки, наконецъ, фрагментируется, и хрящевая полость наполняется многочисленными сферическими тѣлами, среди которыхъ еще замѣтны отдѣльные безформенные комочки — остатки протоплазмы, впослѣдствіи также исчезающіе (рис. 17, 18, 20, 21, p).

Вскрытіе хрящевой полости застаетъ такую клѣтку на разныхъ стадіяхъ разрушенія, но чаще всего разрушеніе заканчивается уже послѣ разрыва хрящевой капсулы. Въ образовавшееся отверстіе внѣдряется остеобластическая ткань, при чемъ вначалѣ нерѣдко проникаютъ только одни отростки остеобластовъ, охваченные усиленнымъ ростомъ, и пробиваются между шарообразными тѣлами, наполняющими хрящевую полость (рис. 20, 21). Съ разростаніемъ этихъ отростковъ въ хрящевой полости появляется также слой молодого костнаго вещества.

Такимъ образомъ, вышеописанный процессъ секреціи въ пузырчатой хрящевой клѣткѣ приводитъ ее къ разрушенію. Если признать, что результатомъ этой секреціи являются шары объизвествленія, то хрящевая клѣтка въ этомъ случаѣ претерпѣваетъ какъ бы полное известковое перерожденіе, которое можно сравнить съ тѣмъ, что наблюдается въ нѣкоторыхъ железахъ, напр., сальной, молочной, многія клѣтки которыхъ, вслѣдствіе усиленной секреторной дѣятельности, подвергаются полному жировому перерожденію.

Размноженіе пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ.

Количество пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ, подвергающихся разрушенію, довольно непостоянно и сильно варьируетъ въ зависимости отъ части скелета, въ которой энхондральный процессъ происходитъ, а также и въ разные моменты одного и того же процесса. Значительное количество ихъ наблюдается въ осевой части діафиза трубчатыхъ костей, особенно въ первый періодъ энхондральнаго процесса. На всякомъ препаратѣ, безразлично какимъ методомъ обработанномъ, подобныя клѣтки легко можно узнать по пикнотическому ядру и сильно деформированному тѣлу.

Но наряду съ гибнущими клѣтками въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ можно наблюдать и нѣкоторое количество пузырчатыхъ клѣтокъ съ совершенно нормальными ядрами, при чемъ часть ихъ находится въ различныхъ стадіяхъ каріокинетическаго дѣленія.

Размноженіе хрящевыхъ клѣтокъ на границѣ разрушающагося хряща путемъ каріокинеза наблюдалось неоднократно (Браше, 1903 и др.), но нѣкоторыми авторами совершенно отрицается (Клинцъ, 1911, и др.).

Противорѣчія въ этомъ вопросѣ, рѣшеніе котораго, казалось бы, не могло представлять никакихъ затрудненій, объясняются тѣмъ, что большинство каріокинетическихъ фигуръ среди пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ наблюдается уже въ разрушенныхъ или полуразрушенныхъ хрящевыхъ полостяхъ и легко можетъ быть отнесено на счетъ клѣтокъ эмбріональнаго костнаго мозга. Однако же иногда можно видѣть дѣленіе пузырчатой хрящевой клѣтки и въ неразрушенной полости. Такіе случаи мнѣ не разъ приходилось наблюдать, особенно на человѣческомъ матеріалѣ. Одна изъ такихъ клѣтокъ, находящаяся въ стадіи материнской звѣзды, изображена на рис. 8. Тѣло дѣлящейся клѣтки при этомъ нѣсколько отстаетъ отъ капсулы, сохраняя шаровидную форму, вакуолъ въ протоплазмѣ не наблюдается, элементы же хондріома и ретикулярнаго аппарата хорошо выражены. Но и въ разрушенныхъ хрящевыхъ полостяхъ дѣлящіяся хрящевыя клѣтки можно легко отличить отъ клѣтокъ костнаго мозга по болѣе крупнымъ размѣрамъ хрящевыхъ клѣтокъ, болѣе прозрачной протоплазмѣ, характеру хондріома и по другимъ признакамъ, обнаруживающимся при сравненіи ихъ съ клѣтками неразрушенныхъ частей хряща. Поэтому отрицаніе каріокинетическаго размноженія хрящевыхъ клѣтокъ въ зонѣ разрушающагося хряща представляется мнѣ совершенно неосновательнымъ.

Превращеніе хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя.

Случаи превращенія хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя были описаны много разъ, въ послѣднее время Чиба (1911), Пенса (1913) и др., при чемъ главнымъ критеріемъ въ рѣшеніи этого вопроса обыкновенно служитъ появленіе вокругъ хрящевой клѣтки молодого основного вещества кости, которое какъ по своему характерному виду, такъ и по способности къ окрашиванію нѣкоторыми, преимущественно

кислыми, красками, можетъ быть отличено отъ основного вещества хряща. Признакъ этотъ является, однако, очень неустойчивымъ, особенно въ начальныхъ, наиболѣе важныхъ для рѣшенія вопроса, стадіяхъ этого процесса, а также и въ тѣхъ частыхъ случаяхъ, когда костное вещество не окружаетъ хрящевую клѣтку, а лишь прилегаетъ къ ней съ одной стороны, не говоря уже о томъ, что этимъ путемъ нисколько не выясняется внутренній механизмъ процесса.

Примѣнивъ впервые къ развивающейся кости методъ импрегнаціи азотнокислымъ серебромъ [1]), я установилъ (Дейнека, 1914), что при развитіи костныхъ клѣтокъ у остеобластовъ появляются особые, первоначально очень короткіе, а впослѣдствіи удлиняющіеся, отростки, между которыми закладывается основное вещество кости. Они обладаютъ элективной способностью импрегнироваться азотнокислымъ серебромъ и по своему виду являются настолько характерными, что вполнѣ опредѣляютъ собою начавшееся превращеніе остеобласта въ костную клѣтку. Эти отростки я назвалъ вторичными въ отличіе отъ отростковъ, наслѣдуемыхъ остеобластомъ отъ индифферентной мезенхимной клѣтки, изъ которой онъ развивается, или первичныхъ отростковъ. Послѣдніе, вопреки мнѣнію Шпулера (1897), Дюбрейля (1911) и др., разсматривающихъ ихъ какъ преформированные отростки будущей костной клѣтки, принимаютъ лишь незначительное участіе въ образованіи дефинитивныхъ отростковъ костной клѣтки, совершенно несходныхъ съ ними ни по количеству, ни по характеру. Отростки костной клѣтки образуются заново, вторичнымъ путемъ, выростая непосредственно отъ тѣла остеобласта, первичные же отростки его въ значительной своей части безслѣдно исчезаютъ, остаются лишь началь-

[1]) Азотнокислое серебро примѣнялось Косса (1901) и др. для импрегнаціи известковыхъ отложеній въ основномъ веществѣ кости и хряща, а также Новиковымъ (1910) для импрегнаціи костныхъ канальцевъ на шлифахъ взрослой кости. Еще раньше Тирелли (1890), Виванте (1892), Буэнъ (1899) примѣняли азотнокислое серебро для импрегнаціи костныхъ канальцевъ, пользуясь хромо-серебрянымъ методомъ (старымъ методомъ Гольджи).

ные участки болѣе толстыхъ изъ нихъ. Съ появленіемъ у остеобласта вторичныхъ отростковъ тѣсно связано также и развитіе основного вещества кости.

Такимъ образомъ, методъ азотнокислаго серебра, легко обнаруживающій вторичные отростки у остеобластовъ, даетъ въ руки вѣрное и надежное средство для точнаго опредѣленія костной природы той или иной развивающейся клѣтки, даже въ самые начальные моменты ея превращенія въ костную клѣтку. Пользуясь этимъ методомъ при изученіи измѣненій, происходящихъ въ хрящевыхъ клѣткахъ разрушающейся зоны хряща, легко можно установить, что въ нѣкоторыхъ изъ нихъ, вмѣсто признаковъ разрушенія, появляются типичные короткіе отростки, характеризующіе собою начальную стадію развитія костной клѣтки. Въ виду того, что молодая хрящевая клѣтка, развиваясь изъ индифферентной мезенхимной клѣтки, въ свое время могла уже обладать отростками (первичными), которые исчезаютъ при образованіи основного вещества хряща между клѣтками, то новые отростки, появляющіеся у хрящевой клѣтки на линіи окостенѣнія, такъ же, какъ и у остеобластовъ, заслуживаютъ названія вторичныхъ отростковъ. Возникаетъ лишь вопросъ, какимъ образомъ и въ какой моментъ развиваются вторичные отростки у хрящевой клѣтки и какова ихъ дальнѣйшая судьба?

Въ этомъ отношеніи можно отмѣтить нѣсколько случаевъ различнаго протеканія этого процесса въ зависимости отъ количества хрящевыхъ клѣтокъ, заключенныхъ въ одной хрящевой полости, и отъ момента вскрытія послѣдней. Разница, впрочемъ, касается лишь формы, которую при этомъ принимаетъ хрящевая клѣтка, сущность же процесса во всѣхъ случаяхъ одинакова.

Въ неразрушенной хрящевой полости обычно заключается одна пузырчатая клѣтка, но нѣкоторыя полости, въ силу указаннаго размноженія хрящевыхъ клѣтокъ, часто содержатъ 2—3, а иногда и цѣлую группу хрящевыхъ клѣтокъ нѣсколько меньшихъ размѣровъ. Въ обоихъ случаяхъ вторичные отростки могутъ развиваться у хрящевой клѣтки какъ до вскрытія хрящевой полости, такъ и послѣ разрушенія ея, т. е, когда хрящевая клѣтка примѣшивается уже

къ элементамъ эмбріональнаго костнаго мозга. Наконецъ, нѣкоторыя хрящевыя полости совершенно не вскрываются, и заключенныя въ нихъ хрящевыя клѣтки долгое время остаются изолированными отъ другихъ элементовъ, съ которыми входятъ въ связь лишь по развитіи и удлиненіи у нихъ вторичныхъ отростковъ. Хотя наиболѣе типичную картину превращенія хрящевой клѣтки въ костную можно наблюдать именно въ послѣднемъ случаѣ, т. е. въ невскрывающихся хрящевыхъ полостяхъ, но методъ импрегнаціи вторичныхъ отростковъ азотнокислымъ серебромъ даетъ возможность прослѣдить тотъ же процессъ и въ разрушающихся хрящевыхъ полостяхъ, съ которыхъ и слѣдуетъ начать детальное его разсмотрѣніе, какъ со случая, наиболѣе распространеннаго въ энхондральномъ развитіи кости.

Уже при переходѣ дисковидной клѣтки въ пузырчатую наступаетъ, какъ то было указано раньше, значительная перегруппировка въ распредѣленіи нѣкоторыхъ внутриклѣточныхъ ея образованій, выражающаяся, между прочимъ, въ томъ, что вмѣсто короткихъ хондріоконтовъ появляются длинныя, толстыя нити, принимающія въ периферическихъ частяхъ клѣтки преимущественно радіальное расположеніе и обнаруживающія наклонность къ развѣтвленіямъ и анастомозамъ. Подобное расположеніе длинныхъ хондріоконтовъ въ клѣткѣ связано, повидимому, не столько съ активной дѣятельностью самого хондріома, проявляющеюся, главнымъ образомъ, въ усиленномъ накопленіи его массы, сколько зависитъ отъ другихъ внутриклѣточныхъ измѣненій, за которыми элементы хондріома могутъ слѣдовать болѣе или менѣе пассивно. Дѣло въ томъ, что въ это же время въ периферическихъ частяхъ протоплазмы возникаютъ многочисленныя шаровидныя вакуолы различныхъ размѣровъ. Развиваются эти вакуолы вокругъ зеренъ, вещество которыхъ при этомъ постепенно уменьшается и исчезаетъ, какъ бы растворяясь въ содержимомъ вакуолы.

Вслѣдствіе образованія многочисленныхъ вакуолъ протоплазма периферическаго слоя хрящевой клѣтки принимаетъ губчатый видъ, въ глубокихъ же частяхъ клѣтки, вокругъ ядра, она сохраняетъ свой прежній болѣе плот-

ный характеръ. Нѣкоторыя вакуолы прорываются на поверхность клѣтки и переходятъ въ основное вещество хряща, на мѣстѣ же ихъ возникаютъ новыя. Прослойки протоплазмы между вакуолами постепенно утончаются и, наконецъ, совершенно исчезаютъ, вслѣдствіе чего сосѣднія вакуолы сливаются другъ съ другомъ и образуютъ общую массу. Отъ протоплазмы здѣсь, въ периферической части клѣтки, остаются лишь отдѣльные, болѣе или менѣе толстые тяжи, соединяющіе плотный вокругъядерный участокъ протоплазмы съ поверхностью клѣтки (рис. 9, 39, 49). На поверхности клѣтки протоплазма также теряетъ характеръ сплошного слоя и благодаря многочисленнымъ прорывамъ вакуолъ принимаетъ видъ сѣти, состоящей изъ довольно толстыхъ тяжей, связанныхъ какъ между собою, такъ и съ подобными же тяжами, идущими отъ вокругъядернаго участка протоплазмы къ периферіи клѣтки въ радіальномъ направленіи. Въ эти тяжи оттѣсняются вакуолами также и хондріоконты периферическихъ частей клѣтки, которые, благодаря этому, принимаютъ здѣсь расположеніе, соотвѣтствующее ходу и расположенію указанныхъ тяжей протоплазмы. Въ этомъ можно убѣдиться, сравнивая между собою подобныя клѣтки съ окрашенными хондріоконтами въ одномъ случаѣ (рис. 4, 5, 6, 34, 42) и съ импрегнированными тяжами протоплазмы—въ другомъ (рис. 9, 39, 49).

Далѣе, содержащіе хондріоконты тяжи протоплазмы постепенно утончаются и принимаютъ видъ тонкихъ рѣзко очерченныхъ отростковъ, отходящихъ отъ вокругъядернаго участка протоплазмы и анастомозирующихъ между собою (рис. 31, 32, 50,t). Хондріоконты въ нихъ постепенно исчезаютъ, вакуолы же къ этому времени сливаются въ одну общую гомогенную или мелкозернистую массу, выполняющую всѣ промежутки между тонкими тяжами протоплазмы, получающими теперь способность принимать интенсивно черный цвѣтъ при импрегнаціи азотнокислымъ серебромъ.

Возникшіе такимъ путемъ въ периферической части протоплазмы тонкіе тяжи и являются новыми или вторичными отростками хрящевой клѣтки, которая уже

утратила свой прежній характеръ и превратилась въ сравнительно небольшую, звѣздчатой формы клѣтку, съ отходящими отъ нея многочисленными тонкими отростками, промежутки между которыми заполнены однороднымъ веществомъ. Такимъ образомъ, путемъ послѣдовательныхъ внутриклѣточныхъ измѣненій хрящевая клѣтка принимаетъ характеръ молодой костной клѣтки (остеобласта), при чемъ въ тѣло костной клѣтки превращается лишь вокругъядерный, болѣе плотный участокъ протоплазмы хрящевой клѣтки, отростки же этой костной клѣтки возникаютъ на мѣстѣ периферическаго слоя протоплазмы хрящевой клѣтки.

Если въ хрящевой полости заключались двѣ или нѣсколько хрящевыхъ клѣтокъ, то вторичные отростки, принадлежащіе каждой изъ нихъ, весьма рано вступаютъ въ связь другъ съ другомъ и образуютъ общую сѣть тонкихъ отростковъ, въ которой, однако, можно долго наблюдать границы, отдѣляющія область, принадлежащую каждой изъ этихъ клѣтокъ, въ видѣ небольшихъ утолщеній, остающихся на мѣстѣ происшедшаго анастомоза отростковъ сосѣднихъ клѣтокъ (рис. 44,с). При этомъ въ каждой изъ клѣтокъ, составляющихъ эту группу, вторичные отростки развиваются почти одновременно со всѣхъ сторонъ клѣтки, превращая ее въ молодую костную клѣтку съ короткими отростками.

Въ хрящевыхъ же полостяхъ, содержащихъ одну хрящевую клѣтку, процессъ идетъ нѣсколько иначе, такъ какъ еще до образованія вторичныхъ отростковъ въ клѣткѣ появляется одна или нѣсколько весьма крупныхъ вакуолъ, которыя оттѣсняютъ ядро и протоплазму къ одной части внутренней поверхности хрящевой полости, и хрящевая клѣтка принимаетъ, такимъ образомъ, полулунную на разрѣзѣ форму, на самомъ же дѣлѣ имѣетъ видъ какъ бы глубокой чаши, вложенной въ хрящевую полость. Въ расширенномъ днѣ этой чаши помѣщается ядро хрящевой клѣтки, середина же ея занята обширною вакуолой, пронизанною немногочисленными, не содержащими хондріоконтовъ, тяжами протоплазмы. Вторичные отростки развиваются въ этой клѣткѣ не со стороны боль-

шой вакуолы, а лишь въ части протоплазмы, непосредственно прилегающей къ внутренней поверхности хрящевой полости.

Развивающаяся изъ подобной хрящевой клѣтки описаннымъ путемъ молодая костная клѣтка первоначально также сохраняетъ полулунную на разрѣзѣ форму. Но въ этой новой клѣткѣ приходится различать уже два рѣзко дифференцировавшіеся отдѣла: вокругъядерный участокъ протоплазмы или собственно тѣло костной клѣтки, и бывшій периферическій отдѣлъ хрящевой клѣтки, превратившійся въ многочисленные отростки и выполняющее всѣ промежутки между ними основное (оссеоидное) вещество (рис. 35). Полулунную форму, такимъ образомъ, имѣетъ не тѣло молодой костной клѣтки, но вся занимаемая ею территорія, соотвѣтствующая тѣлу бывшей хрящевой клѣтки. Тѣло же костной клѣтки имѣетъ видъ сравнительно небольшой слегка изогнутой, чечевицеобразной пластинки, расположенной параллельно внутренней поверхности хрящевой полости и содержащей въ расширенной своей части ядро. Отъ тонкаго края этой пластинки отходятъ во всѣ стороны многочисленные отростки, направляющіеся также параллельно внутренней поверхности хрящевой полости и изгибающіеся соотвѣтственно ея кривизнѣ (рис. 32,t). Эти отростки анастомозируютъ между собою и заканчиваются въ формѣ петель, образуя въ общемъ довольно густую сѣть (рис. 37,t). Къ этой сѣти примѣшиваются также отростки, отходящіе отъ широкой стороны тѣла костной клѣтки, ближайшей къ внутренней поверхности хрящевой полости. Отростки эти направляются сначала перпендикулярно къ поверхности клѣтки, но достигнувъ основного вещества хряща, дихотомически развѣтвляются, при чемъ обѣ вѣтки загибаются въ разныя стороны и принимаютъ параллельное внутренней поверхности хрящевой полости направленіе, анастомозируя съ другими такими же отростками и присоединяясь къ указанной выше сѣти отростковъ, отходящихъ отъ остраго края тѣла костной клѣтки.

Что касается второй широкой стороны тѣла костной клѣтки, обращенной въ сторону бывшей обширной ваку-

олы, то характерные вторичные отростки, интенсивно окрашивающіеся серебромъ, появляются на ней гораздо позже. Вначалѣ же здѣсь можно видѣть лишь блѣдные тяжи протоплазмы, примѣшивающіеся, съ прорывомъ хрящевой полости, къ сѣти отростковъ клѣтокъ остеобластической ткани.

Вскрытіе хрящевой полости происходитъ въ разныхъ случаяхъ не одинаково: то хрящевая полость оказывается широко открытой и въ значительной степени заполненной тканью эмбріональнаго костнаго мозга еще тогда, когда залегающая въ ней хрящевая клѣтка только начинаетъ развивать въ себѣ вторичные отростки, то разрушеніе хрящевой полости какъ бы запаздываетъ и застаетъ хрящевую клѣтку уже вполнѣ дифференцировавшуюся въ костную. Въ обоихъ случаяхъ, однако, послѣ вскрытія хрящевой полости наступаетъ усиленный ростъ вторичныхъ отростковъ хрящевой клѣтки, сѣть которыхъ, разрастаясь по внутренней поверхности хрящевой полости, достигаетъ, наконецъ, мѣста прорыва въ ней, куда и устремляется (рис. 32, 46, 47). Выйдя изъ предѣловъ своей хрящевой полости, эти отростки огибаютъ неправильные выступы основного вещества хряща, образовавшіеся при разрушеніи хрящевыхъ полостей, переходятъ въ сосѣднія, уже вскрытыя, хрящевыя полости и входятъ въ связь съ такими же отростками лежащихъ въ нихъ молодыхъ костныхъ клѣтокъ, возникшихъ тѣмъ же путемъ.

Весьма характернымъ является то, что свободные концы у растущихъ отростковъ наблюдаются сравнительно рѣдко. Въ большинствѣ случаевъ отростки молодыхъ костныхъ клѣтокъ разрастаются въ формѣ замкнутыхъ петель, которыя постепенно вытягиваются и достигаютъ такихъ же петель сосѣднихъ клѣтокъ, съ которыми и входятъ въ связь (рис. 45, 46,t), при чемъ на мѣстѣ происшедшаго анастомоза долго наблюдается небольшое утолщеніе.

Если принять во вниманіе, что отъ остраго края чечевицеобразнаго тѣла молодой костной клѣтки отростки отходятъ радіально во всѣ стороны, то выйдя при своемъ разрастаніи черезъ образовавшееся въ хрящевой полости

отверстіе изъ ея предѣловъ, эти отростки, естественно, вступаютъ не въ одну, но въ цѣлый рядъ сосѣднихъ вскрытыхъ полостей, и, такимъ образомъ, соединяютъ данную клѣтку не съ одной, но въ большинствѣ случаевъ со значительной группой сосѣднихъ клѣтокъ. Такимъ путемъ, между молодыми костными клѣтками вскорѣ образуются многочисленныя связи при помощи ихъ отростковъ, сильно вытягивающихся въ длину и огибающихъ выступы основного вещества хряща, встрѣчающіеся на пути ихъ роста.

Особенно ясно подобный процессъ образованія анастомозовъ между отростками сосѣднихъ молодыхъ костныхъ клѣтокъ можно наблюдать на продольныхъ хрящевыхъ перекладинахъ, вдающихся въ первичную костномозговую полость со стороны неразрушенной части хряща. Боковая поверхность этихъ перекладинъ усажена многочисленными полушаровидными впадинами, представляющими собою остатки бывшихъ хрящевыхъ полостей, въ которыхъ уже помѣщаются молодыя костныя клѣтки—бывшія хрящевыя клѣтки (рис. 47). Отростки этихъ клѣтокъ, отходящіе въ сторону дна подобной ямки, имѣютъ форму короткихъ замкнутыхъ петель и дужекъ, между тѣмъ какъ другая часть отростковъ сильно вытягивается въ длину и, выйдя черезъ широкое отверстіе ямки, направляется въ разныя стороны по неровной поверхности хрящевой перекладины и входитъ въ связь съ такими же отростками сосѣднихъ клѣтокъ. Промежутки между пучками подобныхъ отростковъ заняты болѣе или менѣе значительными выступами поверхности хрящевой перекладины (рис. 42, 47). Чѣмъ ближе къ линіи окостенѣнія, т. е. чѣмъ костныя клѣтки моложе, тѣмъ меньше у нихъ наблюдается анастомозовъ при помощи указанныхъ отростковъ, и тѣмъ бо́льшіе промежутки изъ основного вещества хряща залегаютъ между ними. Наоборотъ, по направленію къ примордіальной полости количество связей среди отростковъ постепенно увеличивается, и между костными клѣтками наблюдаются уже густыя сѣти анастомозирующихъ другъ съ другомъ отростковъ (рис. 48). Вмѣстѣ съ этимъ зна-

чительно уменьшается и количество остатковъ основного вещества хряща между костными клѣтками. Послѣднее, начиная съ извѣстнаго момента, прорастаетъ развивающимися отростками костныхъ клѣтокъ и постепенно исчезаетъ.

Процессъ внѣдренія отростковъ молодыхъ костныхъ клѣтокъ въ основное вещество хряща замѣтно обнаруживается въ большинствѣ случаевъ лишь по вскрытіи хрящевыхъ полостей. Первоначально же основное вещество хряща является, повидимому, непроницаемымъ для растущихъ отростковъ костныхъ клѣтокъ, о чемъ можно судить по тѣмъ картинамъ, которыя наблюдаются въ расположеніи отростковъ костныхъ клѣтокъ, значительно развившихся еще въ невскрывшихся хрящевыхъ полостяхъ. Многочисленные отростки ихъ сильно здѣсь изгибаются, оплетаютъ тѣло костной клѣтки и часто образуютъ весьма густую сѣть, прилегающую ко внутренней поверхности хрящевой полости и нигдѣ не проникающую въ основное вещество хряща (рис. 39). Но и по вскрытіи хрящевой полости разрастающіеся отростки въ первое время устремляются лишь въ образовавшееся въ ней отверстіе (рис. 32, 47) и, выйдя изъ него, удлиняются, слѣдуя всѣмъ неровностямъ основного вещества хряща и огибая его выступы (рис. 42, 48). И только нѣсколько позже, т. е. дальше въ сторону первичной костномозговой полости, можно наблюдать, что первоначально гладкая поверхность ямковидныхъ впадинъ на хрящевыхъ перекладинахъ, въ которыхъ залегаютъ молодыя костныя клѣтки, постепенно становится зубчатой, какъ бы изъѣденной со стороны костной клѣтки (рис. 38). Подобную же картину зубовидныхъ выступовъ основного вещества энхондральной кости въ сторону основного вещества хряща наблюдалъ Чиба (1911). На серебреныхъ препаратахъ можно видѣть, что въ этихъ зубовидныхъ выступахъ залегаютъ отростки костной клѣтки, которые вмѣстѣ съ окружающимъ ихъ оссеоиднымъ веществомъ постепенно углубляются въ основное вещество хряща (рис. 38, 44). Въ послѣднемъ обнаруживается къ этому времени весьма характерная структура, особенно ясно выступающая на препаратахъ, обра-

ботанныхъ азотнокислымъ серебромъ и весьма слабо декальцинированныхъ.

Какъ то было указано раньше, многочисленныя шаровидныя вакуолы, возникающія въ хрящевыхъ клѣткахъ, переходятъ въ основное вещество хряща и пропитываютъ его, сохраняя при этомъ свою шаровидную форму или же слегка деформируясь отъ взаимнаго сдавливанія. Только на поверхности хрящевыхъ перекладинъ вакуолы сливаются другъ съ другомъ настолько полно, что во многихъ мѣстахъ образуютъ сплошной слой однороднаго вещества. Подобную же картину описываетъ Рено (1911), допускающій, впрочемъ, что шаровидную форму образованія (шары объизвествленія) принимаютъ уже въ самомъ основномъ веществѣ хряща, возникая въ немъ на счетъ секрета, выдѣляемаго хрящевыми клѣтками.

Между этими шарами въ основномъ веществѣ хряща остаются лишь узкіе промежутки звѣздчатой формы, сильно напоминающіе мелкія интерглобулярныя пространства въ дентинѣ. При обработкѣ препарата азотнокислымъ серебромъ импрегнируются въ одномъ случаѣ сами шары, въ другомъ лишь промежутки между ними, имѣющіе въ общемъ форму сѣти съ расширенными узловыми точками (рис. 17, 18, 22, 38, 43 и др.).

Проникающіе въ основное вещество хряща со стороны бывшей хрящевой полости отростки костной клѣтки тѣсно связываются съ указанной сѣтью интерглобулярныхъ пространствъ и, видимо, слѣдуютъ по ней при своемъ поступательномъ ходѣ въ основномъ веществѣ хряща (рис. 40). Вмѣстѣ съ отростками костной клѣтки въ основное вещество хряща проникаетъ также и сопровождающее ихъ оссеоидное вещество, которое накопляется здѣсь все въ большемъ количествѣ, заполняя промежутки между сосѣдними внѣдрившимися въ хрящъ отростками. Такимъ образомъ, территорія костной клѣтки постепенно расширяется, захватывая все новые и новые участки основного вещества объизвествленнаго хряща. Наконецъ, отростки костной клѣтки насквозь прорастаютъ хрящевую перекладину и вступаютъ въ связь съ растущими имъ навстрѣчу отростками другихъ костныхъ

клѣтокъ (рис. 38). Возникаетъ, такимъ образомъ, связь между костными клѣтками, лежащими съ разныхъ сторонъ хрящевой перекладины, при помощи отростковъ, долго остававшихся короткими и проникшихъ, наконецъ, въ основное вещество хряща. Сначала между этими отростками наблюдаются значительные островки основного вещества хряща, но вскорѣ они также исчезаютъ, подвергаясь той же участи, какъ и остальная часть хрящевой перекладины, т. е. прорастнію отростками костныхъ клѣтокъ. Въ результатѣ этого процесса между молодыми костными клѣтками, раздѣленными первоначально довольно толстыми прослойками основного вещества хрящевой перекладины, и съ этой стороны образуется густая сѣть анастомозирующихъ между собою отростковъ, подобная той, которая еще раньше разрослась по неровной поверхности хрящевыхъ перекладинъ (рис. 48), вслѣдствіе чего костныя клѣтки оказываются теперь связанными другъ съ другомъ по всѣмъ направленіямъ при помощи своихъ отростковъ. Въ этотъ періодъ среди отростковъ костныхъ клѣтокъ можно еще наблюдать нѣкоторую разницу между тѣми изъ нихъ, которые разрослись по поверхности хрящевой перекладины, и тѣми, которые проникли внутрь хрящевыхъ перекладинъ: первые обыкновенно длиннѣе и начинаютъ вѣтвиться дальше отъ тѣла костной клѣтки, чѣмъ вторые. Со временемъ эта разница значительно сглаживается.

Такимъ образомъ, первое отложеніе энхондральной кости, покрывающее тонкимъ, извилистымъ слоемъ поверхность направляющихъ хрящевыхъ перекладинъ, развивается въ значительной своей части на счетъ хрящевыхъ клѣтокъ. Приносимые тканью зародышеваго костнаго мозга остеобласты, превращаясь въ костныя клѣтки, располагаются уже вторымъ рядомъ, образуя новый слой энхондральной кости, покрывающій первый (рис. 38, 47), при чемъ вторичные отростки остеобластовъ входятъ въ связь со вторичными отростками хрящевыхъ клѣтокъ, превратившихся въ первое поколѣніе костныхъ клѣтокъ энхондральной кости. Однако же, въ виду того, что многія хрящевыя клѣтки подвергаются разрушенію и

исчезаютъ, то развивающіяся изъ хрящевыхъ клѣтокъ костныя клѣтки покрываютъ собою лишь часть поверхности хрящевыхъ перекладинъ, и основное вещество хряща во многихъ мѣстахъ остается отъ нихъ свободнымъ; остеобласты здѣсь непосредственно прилегаютъ къ объизвествленному хрящу и, превращаясь въ костныя клѣтки, пополняютъ собою первый слой энхондральной кости. Дальнѣйшія же ея отложенія возникаютъ исключительно на счетъ остеобластической ткани.

Наконецъ, нѣкоторыя хрящевыя полости при энхондральномъ процессѣ, какъ было указано выше и какъ то описываетъ Чиба (1911) и др., вовсе не вскрываются. Развивающіяся въ нихъ изъ хрящевыхъ клѣтокъ костныя клѣтки прорастаютъ своими отростками основное вещество хряща по всѣмъ направленіямъ и, достигая отростковъ ближайшихъ костныхъ клѣтокъ, входятъ съ ними въ связь. Правда, въ этомъ отношеніи приходится быть очень осторожнымъ, такъ какъ разрѣзы, даже при изслѣдованіи серій ихъ, всегда могутъ давать сбивчивыя картины, и вскрывшіяся хрящевыя полости, особенно имѣющія узкій прорывъ, могутъ представляться замкнутыми со всѣхъ сторонъ. Тѣмъ не менѣе, невскрытыя хрящевыя полости съ залегающими въ нихъ костными клѣтками несомнѣнно встрѣчаются въ широкихъ частяхъ нѣкоторыхъ направляющихъ перекладинъ, а также и на границѣ хряща съ перихондральной костью.

Но особенно ясно можно наблюдать превращеніе хрящевыхъ клѣтокъ въ костныя въ невскрывающихся хрящевыхъ полостяхъ нѣкоторыхъ участковъ хряща эпифизовъ длинныхъ костей (рис. 41), а также и въ нѣкоторыхъ частяхъ хрящевой закладки нижней челюсти (рис. 23—29). Здѣсь пузырчатыя хрящевыя клѣтки, увеличиваясь въ размѣрахъ, обыкновенно входятъ въ соприкосновеніе другъ съ другомъ своими капсулами и образуютъ неправильные ряды и отдѣльныя группы. Въ каждой изъ этихъ клѣтокъ возникаютъ вакуолы, отчасти переходящія въ основное вещество хряща и образующія тамъ шары объизвествленія, отчасти же сливающіяся между собою и образующія однородную массу, выполняющую всѣ про-

межутки между развивающимися одновременно съ этимъ вторичными отростками хрящевыхъ клѣтокъ. Отростки эти первоначально имѣютъ видъ замкнутыхъ петель, широкихъ дужекъ и проч., при чемъ можно прослѣдить тѣсную зависимость между характеромъ развивающихся вторичныхъ отростковъ и расположеніемъ зеренъ, изъ которыхъ образуются вакуолы. Часто подобное зерно лежитъ на концѣ отростка и, превращаясь въ вакуолу, расширяетъ конецъ отростка и придаетъ ему форму петли, кольца и т. п. Впослѣдствіи вторичные отростки, постепенно удлиняясь, выходятъ за предѣлы своей хрящевой полости, проникаютъ въ интерглобулярныя пространства обызвествленнаго хряща и входятъ въ связь съ отростками сосѣднихъ клѣтокъ. Вмѣстѣ съ этимъ промежутки между прорастающими основное вещество хряща отростками хрящевыхъ клѣтокъ превращаются въ основное вещество кости, сами же хрящевыя клѣтки—въ костныя клѣтки. Изъ такихъ клѣтокъ образуются первоначально отдѣльные островки (рис. 41), раздѣленные хрящемъ, который впослѣдствіи отчасти подвергается той же участи, отчасти же разрушается остеобластической тканью.

Нѣкоторые изслѣдователи (Чиба и др.). допускаютъ, что только въ невскрывающихся хрящевыхъ полостяхъ хрящевыя клѣтки превращаются въ костныя, отложенія же энхондральной кости, покрывающія поверхность хрящевыхъ перекладинъ, возникаютъ на счетъ остеобластовъ. Но въ виду того, что тѣ внутреннія измѣненія, которымъ подвергаются хрящевыя клѣтки какъ въ разрушающихся, такъ и въ неразрушающихся хрящевыхъ полостяхъ, и которыя сводятся къ развитію у нихъ вторичныхъ отростковъ, отходящихъ отъ вокругъядернаго участка протоплазмы,— въ обоихъ случаяхъ одинаковы, и что хрящевая клѣтка пріобрѣтаетъ характеръ костной часто еще до вскрытія хрящевой полости, а также и на основаніи другихъ, приведенныхъ мною здѣсь фактовъ, хондрометапластическій характеръ внутрихрящевого процесса образованія кости слѣдуетъ, мнѣ кажется, понимать гораздо шире.

Что касается основного вещества хряща, то, подвергаясь частичному разсасыванію со стороны остеобласти-

ческой ткани, а также, повидимому, и со стороны пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣтокъ, оно впослѣдствіи, какъ то видно изъ вышесказаннаго, прорастаетъ отростками молодыхъ костныхъ клѣтокъ, образовавшихся изъ части хрящевыхъ клѣтокъ и изъ остеобластовъ. Но такъ какъ одновременно съ разрастаніемъ отростковъ молодыхъ костныхъ клѣтокъ закладывается и основное вещество кости между ними, то дальнѣйшая судьба основного вещества хряща, такимъ образомъ, является тѣсно связанной съ развитіемъ основного вещества энхондральной кости. Болѣе подробно этого вопроса я намѣренъ коснуться въ одной изъ ближайшихъ работъ.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XVIII—XXI.

Табл. XVIII.

Рис. 1. Молодыя хрящевыя клѣтки (внѣ точки окостенѣнія): *m* хондріоконты; *r* ретикулярный аппаратъ; *rm* диктіозомы и хондріозомы въ дѣлящейся клѣткѣ. Палецъ руки человѣческаго зародыша 7 см. дл., фикс. жидкостью Мевеса, импрегниров. осміевой кислотой. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 2. Дисковидныя хрящевыя клѣтки: *a* основное вещество хряща; *m* хондріоконты; *n* ядро; *r* ретикулярный аппаратъ. Палецъ руки человѣческаго зародыша 7 см. дл., фикс. жидкостью Мевеса, импрегниров. осміевой кислотой. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 3. Дисковидныя хрящевыя клѣтки: *m* хондріоконты; *r* ретикулярный аппаратъ. Передн. конечность зародыша свиньи 6 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4

Рис. 4. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки: *m* хондріоконты; *r* ретикулярный аппаратъ. Передн. конечн. зародыша свиньи 8 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 5, 6 и 7. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки: *m* хондріоконты; *r* ретикулярный аппаратъ; *n* ядро. Палецъ руки человѣч. зародыша 12 см. дл., фикс. жидк. Мевеса, импрегниров. осміевой к. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 8. Дѣлящаяся пузырчатая хрящевая клѣтка (стадія материнской звѣзды): *a* разрушенная хрящевая полость (содержимое ея не изображено); *rm* диктіозомы и хондріозомы въ дѣлящейся клѣткѣ. Палецъ руки человѣч. зародыша 12 см. дл., фикс. жидк. Мевеса, импрегнир. осміевой к. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 9. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки, сильно импрегниров. азотнокисл. серебромъ (сравнить съ рис. 4): *p* вокругъядерный участокъ протоплазмы; *t* тяжи протоплазмы въ периферич. частяхъ клѣтки; *g* гомогенное вещество (слившіяся вакуолы). Передняя конечность зародыша свиньи 8 см. дл.. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 10. Дисковидныя хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ пузырчатыя: *m* хондріоконты; *r* элементы распавшагося ретикулярнаго аппарата (диктіозомы). Палецъ руки человѣч. зародыша 12 см. дл., фикс. жидк. Мевеса, импрегнир. осміевой к. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 11, 12 и 13. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки: *m* хондріоконты; *r* ретикулярный аппаратъ. Палецъ руки человѣч. зарод. 12 см. дл., фикс. жидкост. Мевеса, импрегниров. осміевой к. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 14. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки: *m* хондріоконты и митохондріи; *l* зерна; *v* вакуолы. Передняя конечность новорожденнаго кролика, фиксирован. жидкостью Мевеса, окраш. желѣзнымъ гематокс. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 15. Пузырчатыя хрящевыя клѣтки: *a* основное вещество хряща; *m* хондріоконты хрящевыхъ клѣтокъ; *rm* хондріоконты и ретикулярный аппаратъ хрящевыхъ клѣтокъ; *r* ретикулярный аппаратъ въ остеобластахъ. Палецъ руки человѣч. зародыша 12 см. дл., фиксир. жидкостью Мевеса, импрегниров. осміевой к. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Табл. XIX.

Рис. 16. Образованіе вакуолъ (шаровъ объизвествленія) въ пузырчатыхъ хрящевыхъ клѣткахъ: *a* основное вещество хряща; *rm* зерна и палочки въ протоплазмѣ хрящ. кл.; v_1, v_2, v_3, v_4 различныя стадіи образованія вакуолъ (шаровъ объизвествленія) въ протоплазмѣ хрящ. кл. Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл.; недекальцинированный препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 17. Разрушающаяся пузырчатая хрящевая клѣтка: *a* объизвествленное основное вещество хряща; *p* протоплазма хрящевой клѣтки; *v* вакуолы (шары объизвествленія). Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл.; недекальциниров. препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 18. Хрящевая полость, наполненная вакуолами (шарами объизвествленія): *i* интерглобулярныя пространства въ объизвествленномъ основномъ веществѣ хряща; *p* остатки протоплазмы хрящевой клѣтки; *v* вакуолы (шары объизвествленія) внутри хрящевой полости; v_1 вакуолы (шары объизвествленія), перемѣщающіяся въ основное вещество хряща. Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл.; недекальцинир. препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 19. Вакуолы (шары объизвествленія), перемѣщающіяся изъ хрящевой полости въ основное вещество хряща: *t* интерглобулярныя пространства въ объизвествленномъ основномъ веществѣ хряща; *v* вакуолы (шары объизвествленія), прилегающія къ основному веществу хряща со стороны хрящевой полости.

Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл.; недекальцинир. препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 20 и 21. Вторичные отростки остеобластовъ, проникающіе въ разрушенныя хрящевыя полости: *p* остатки протоплазмы хрящевой клѣтки; *t* вторичные отростки остеобластовъ, проникшіе въ хрящевую полость; *v* вакуолы (шары объизвествленія) въ хрящевой полости. Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл.; недекальциниров. препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 22. Объизвествленное основное вещество хряща въ направляющей хрящевой перекладинѣ: *g* шаровидныя известковыя отложенія въ центральныхъ частяхъ хрящевой перекладины; *g* известковыя отложенія по периферіи хрящевой перекладины; *i* интерглобулярныя пространства. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл.; недекальцинированный препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ. имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 23—29. Хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ костныя клѣтки: *b* шары объизвествленія въ основномъ веществѣ хряща; *g* гомогенное вещество (слившіяся вакуолы) въ периферической части хрящевой клѣтки; *p* вокругъядерный участокъ протоплазмы хрящевой клѣтки (тѣло будущей костной клѣтки); *t* тяжи протоплазмы въ периферическихъ частяхъ хрящевой клѣтки или вторичные отростки хрящевой клѣтки (протоплазматическіе отростки будущей костной клѣтки). Нижняя челюсть человѣческаго зародыша 8 см. дл.; слабо декальцинированный препаратъ. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 30. Хрящевая полость съ двумя хрящевыми клѣтками, превращающимися въ костныя клѣтки: *g* гомогенное вещество между вторичными отростками хрящевой клѣтки; *p* вокругъядерный участокъ протоплазмы; *t* вторичные отростки хрящевыхъ клѣтокъ. Позвоночникъ человѣч. зародыша 8 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 31. Хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ костныя клѣтки, и остеобласты (налѣво группа изъ пяти хрящевыхъ клѣтокъ, направо — три остеобласта): *a* основное вещество хряща; *p* вокругъядерный участокъ протоплазмы хрящевой клѣтки (тѣло молодой костной клѣтки); *t* вторичные отростки хрящевыхъ клѣтокъ (протоплазматическіе отростки молодыхъ костныхъ клѣтокъ); t_1 вторичные отростки остеобластовъ. Передняя конечность молодого ежа. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Табл. XX.

Рис. 32. Хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ костныя клѣтки: *a* основное вещество хряща; *c* хондрокластъ; *o* остеобласты;

p вокругъядерный участокъ протоплазмы хрящевой клѣтки (тѣло молодой костной клѣтки); *t* вторичные отростки хрящевой клѣтки (отростки молодой костной клѣтки). Передняя конечность зародыша свиньи 8 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 33. Хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ костныя клѣтки: *a* основное вещество хряща; *c* пузырчатыя хрящевыя клѣтки; *t* вторичные отростки хрящевыхъ клѣтокъ (отростки молодыхъ костныхъ клѣтокъ). Хрящевая пластинка между діафизомъ и эпифизомъ въ голенной кости молодого ежа. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 34. Хондріоконты въ пузырчатой хрящевой клѣткѣ: *a* основное вещество хряща; *m* хондріоконты. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 35. Молодая костная клѣтка энхондральной кости: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости между отростками костной клѣтки; *c* эмбріональный костный мозгъ. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 2.

Рис. 36. Молодыя костныя клѣтки энхондральной кости: *a* основное вещество хряща; *b* молодыя костныя клѣтки. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 2.

Рис. 37. Хрящевая полость съ двумя хрящевыми клѣтками, превращающимися въ костныя клѣтки: *a* основное вещество хряща; *t* вторичные отростки хрящевыхъ клѣтокъ. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 3.

Рис. 38. Прорастаніе основного вещества хряща отростками костныхъ клѣтокъ: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости между отростками костной клѣтки; *c* эмбріональный костный мозгъ; *o* остеобластъ. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 3.

Рис. 39. Образованіе вторичныхъ отростковъ у хрящевыхъ клѣтокъ: *a* основное вещество хряща; *m* хондріоконты въ тяжахъ протоплазмы периферической части хрящевой клѣтки; *t* вторичные отростки хрящевой клѣтки; *v* вакуолы. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 40. Прорастаніе основного вещества хряща отростками костныхъ клѣтокъ (тангенціальный разрѣзъ черезъ остатки хрящевыхъ полостей): *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости; *t* отростки костныхъ клѣтокъ. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 41. Окостенѣніе хряща эпифиза: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости между отростками костныхъ клѣтокъ; *c* хрящевыя клѣтки, превращающіяся въ костныя клѣтки. Эпифизъ голени молодого ежа. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 3.

Табл. XXI.

Рис. 42. Молодыя костныя клѣтки въ разрушенныхъ хрящевыхъ полостяхъ: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости между отростками костныхъ клѣтокъ; *m* хондріоконты въ пузырчатой хрящевой клѣткѣ; *t* отростки костныхъ клѣтокъ; t_1 вторичные отростки остеобластовъ. Задняя конечность зародыша морской свинки 7 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 43. Тангенціальный разрѣзъ черезъ разрушенную хрящевую полость, содержащую молодую костную клѣтку: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости; *t* сѣть отростковъ молодой костной клѣтки. Передняя конечность зародыша коровы 20 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 44. Разрушенная хрящевая полость съ тремя молодыми костными клѣтками: *a* основное вещество хряща; *b* основное вещество кости; *c* утолщенія на анастомозирующихъ отросткахъ костныхъ клѣтокъ; *t* отростки костныхъ клѣтокъ, внѣдряющіеся въ основное вещество хряща. Передняя конечность зародыша свиньи 8 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 45—48. Разрастаніе отростковъ молодыхъ костныхъ клѣтокъ, помѣщающихся въ разрушенныхъ хрящевыхъ полостяхъ: *a* основное вещество хряща; *t* отростки костныхъ клѣтокъ; t_1 вторичные отростки остеобластовъ. Задняя конечность зародыша морской свинки 7 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 49. Хрящевая клѣтка, превращающаяся въ костную клѣтку: *t* тяжи протоплазмы въ периферической части хрящевой клѣтки (вторичные отростки ея); *v* гомогенное вещество между вторичными отростками хрящевой клѣтки (будущее основное вещество кости). Позвоночникъ молодого ежа. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

Рис. 50. Пузырчатая хрящевая клѣтка и молодая костная клѣтка: *a* основное вещество хряща; *m* хондріоконты въ пузырчатой хрящевой клѣткѣ; *o* остеобластъ; *t* отростки молодой костной клѣтки, помѣщающейся въ разрушенной хрящевой полости. Позвоночникъ зародыша морской свинки 7 см. дл. Методъ Гольджи. Лейтцъ, имм. 1/12, ок. 4.

ЛИТЕРАТУРА.

Арнольдъ, I., Arnold, I. Supravitale Färbung Mitochondrien-ähnlicher Granula in den Knorpelzellen etc. Anat. Anz., Bd. 32, 1908.

— Zur Morphologie der Knorpelglycogens und zur Strukture de Knorpelzellen. Virchov's Archiv f. path. Anat. u. Physiol., Bd. 194, 1908.

Баринетти, Ч., Barinetti, C. L'apparato reticolare interno e la centrosfere nella cellule di alcuni tessuti. Boll. Soc. medicochirurg. di Pavia, 1912.

Бергенъ, Ф., Bergen, F. Zur Kenntniss gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplasma verschiedener Zellarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.

Биддеръ, А., Bidder, A. Osteobiologie. Arch. f. mikr. Anat Bd. 68, 1906.

Браше, А., Brachet, A. Etudes sur la résorption et le développement des os longs chez les oiseaux. Journ. intern. d'Anatomie et de Physiol., T. 10, 1893.

Бродерсенъ, Др., Brodersen, Dr. Beobachtungen an der Ossifikationsgrenze des Knorpels. I. Die Schrumpfung der Blasenzellen. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.

Буэнъ, П., Bouin, P. Note sur la coloration des cellules osseuses par la méthode chromo-argentique chez Anguis fragilis nouveau-né. Bibliographie anatomique, 4-e année, 1899.

Виванте. Vivante. Contributo alla studio della anatomia del tessuto osseo normale. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9, 1892.

Гарднеръ, М., Gardner, M. Notizen über die Bildung des Knochengewebes. Le Physiologste Russe. T. 4, № 68—74, 1906.

Дейнека, Д., Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel—und Bindegewebszellen wärend der Ruhe und wärend der Teilung derselben. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.

— Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenzellen im perichondralen Prozesse. Anat. Anz., Bd. 46, 1914.

Дюбрейль, Г., Dubreuil, G. Le chondriome des cellules cartilagineuses chez les Mammifères et chez l'home. Compt. Rend. de la Soc. de Biol. T. 69, 1911.

Дюбрейль, Г., Dubreuil, G. Le chondriome et le dispositif de l'acfivité sécretoire etc. Arch. d'Anatomie micr. T. 15, 1913.

Клинцъ, І., Klinz, I. Die enchondrale Ossifikation bei den Amphibien (Salamandra maculosa). Arb. aus dem Zool. Instit. d. Univers. Wien, Bd. 19, 1911.

Комесъ, Comes. Sulla natura mitocondriale dello „apparato reticolare" delle cellule cartilaginee. Boll. dell'Acc. Gioenia di Catania, № 6, 1909.

— Apparato reticolare o condrioma? condriocinesi o dittocinesi? Anat. Anz. Bd. 43, 1913.

Кокса. Kossa. Ueber die in Organismus künstlich erzeugbaren Verkalkungen. Ziegler's Beiträge, Bd. 29, 1901.

Лагесъ, Е., Laguesse, E. Les chondriocontes de la cellule cartilagineuse et la structure de protoplasme. Bibliographie Anatomique, T. 21, fasc. 6, 1911.

Левенталь, Н., Loeventhal, N. Zur Kenntniss der Knorpelzellen. Anat. Anz., Bd. 30, 1907.

Максимовъ, А. Основы гистологіи. Ч. II. Ученіе о тканяхъ. 1915.

Мевесъ, Ф., Meves, F. Ueber Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

— Die Chondrioconten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemming's. Anat. Anz. Bd. 31, 1907.

— Ueber Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebesfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 75, 1910.

Новиковъ, М., Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der „Hyalinen" Knorpelsubstanz. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 90, 1908.

— Изслѣдованія о хрящевой и костной тканяхъ. Уч. Зап. Моск. Унив., Отд. Ест. Истор., Вып. 25, 1909.

Огневъ, И. Курсъ нормальной гистологіи. II. Ученіе о тканяхъ. 1913.

Пенса, А., Pensa, A. Osservationi sulla struttura delle cellule cartilaginee. Boll. della Soc. medico-chirurg. di Pavia, 1901.

— Alcune particularità di struttura della cellula cartilaginea. Boll. della Soc. medico-chirurg. di Pavia, 1913.

— Observations sur l'ossification de la mandibula. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., 15-e réunion, 1913.

— La cellule cartilagineuse (formations endocellulaires). Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., 15-e réunion, 1913.

Перроначито, А., Perroncito, A. Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondri, cromidii et apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Memoria della R. Acc. di Lincei, 1910.

— A proposito di un articolo di Comes sulla Dittocinesi. Anat. Anz., Bd. 44, 1913.

Пренанъ. Prenant. Traité d'Histologie. Paris, 1904.

Рамонъ-Кахаль, С., Ramon-Cajal, S. Alcunas variaciones fisiológicas y patológicas del apparato reticulare de Golgi. Trabajos del Labor. de Insvest. biológ. de la Univers. de Madrid. T. 12, 2-e fasc., 1915.

Рено, Ж., Renaut, J. Note sur le processus de calcification du cartilage et des lamelles osseuses enchondrales primaires. Evolution des boules de calcification. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., 13-e réunion, 1911.

— Mitochondries des cellules globuleuses du cartilage hyalin des Mammifères. C. R. de l'Acad. des Sciences, février 1911.

Рено, Ж. и Дюбрейль, Г., Renaut, J. et Dubreuil, G. La chondrolyse axiale des travées directrices de l'ossification dans les os longs des Mammifères et „l'ossification primaire" à leur surface. Compt. Rend. de la Soc. de Biol., T. 64, 1908.

— Le morcellement résorptif du cartilage hyalin dans l'ossification primaire des cornets du nez. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., T. 68, 1910.

Реттереръ, Э., Retterer, E. Structure et histogenèse de l'os. Journ. Anat. et Physiol., 41-e année, 1905.

— De l'ossification intracartilagineuse ou enchondrale. Comp. Rend. de la Soc. Biol., T. 44, 1908.

— Sur la structure réticulée de la cellule cartilagineuse. Compt. Rend. de la Soc. Biol., T. 46, 1909.

Самсоновъ, Н., Samsonow, N. Ueber die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.

Ванъ-деръ-Стрихтъ, О., Van der Stricht, O. Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux. Archives de Biologie. T. 10, 1890.

Тирелли. Tirelli. Il tessuto osseo studiato colla reazione nera. Atti di R. Acad. dei Lincei, vol. 6, 1890.

Торрака, Л., Torraca, L. Alcune osservazioni sui condriosomi delle cellule cartilaginee nella coda del tritone rigenerante. Anat. Anz., Bd. 45, 1914.

Шпулеръ, А., Spuler, A. Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde-und Stützsubstanz. Anat. Hefte, Bd. 7, 1897.

— Beiträge zur Histogenese des Mesenchyms. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 13 vers., 1899.

Чиба, Ш., Ziba, Sh. Ueber die chondrometaplastische Osteogenese bei der enchondralen Ossifikation des menschlichen Felsenbeines. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthrop., Bd. 13, 1910.

Цитологическія изслѣдованія надъ нервными клѣтками моллюсковъ.

А. Колачевъ.

(Изъ Анатомо-Гистологическаго Кабинета Петроградскаго Университета).

Табл. XXII—XXIV.

Въ настоящей статьѣ я излагаю результаты своихъ изслѣдованій надъ нервными клѣтками прѣсноводныхъ легочныхъ моллюсковъ—*Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*. Я намѣренно ограничился въ своемъ изученіи указанными представителями, съ цѣлью сначала у этихъ близкихъ другъ къ другу животныхъ возможно подробно разобраться во внутренней структурѣ нервныхъ клѣтокъ и выяснить отношеніе однихъ структурныхъ элементовъ къ другимъ, насколько позволяли это примѣненныя мною микротехническія средства.

Изслѣдованія мои производились въ лабораторіи проф. А. С. Догеля. Пользуюсь случаемъ высказать здѣсь свою глубокую признательность А. С. Догелю за его вниманіе къ моей работѣ и весьма цѣнныя указанія.

Микроскопическіе препараты, съ которыхъ сдѣлана бо̀льшая часть прилагаемыхъ къ этой статьѣ рисунковъ, были демонстрированы мной при сообщеніи настоящей работы въ засѣданіи Отдѣленія Зоологіи и Физіологіи И. Петроградскаго Общества Естествоиспытателей 23 апрѣля 1915 года.

Методы изслѣдованія.

Для обработки своего объекта, съ цѣлью общаго ознакомленія съ нимъ, я примѣнялъ очень многія изъ болѣе извѣстныхъ фиксирующихъ средствъ, какъ смѣсь Карнуа, сулема, сулема съ уксусной кислотой, сулема съ осміевой кислотой, жидкости: Шаудина, Буэна, Флеминга, Германа, Альтмана и др., равно какъ испыталъ и большинство обычныхъ красящихъ веществъ. Здѣсь я остановлюсь подробнѣе на методахъ обработки, оказавшихся для меня наиболѣе полезными въ данной работѣ, тѣмъболѣе, что нѣкоторые изъ нихъ являются новыми комбинаціями и пріемами.

Для обнаруженія центрозомъ я пользовался въ качествѣ фиксирующей жидкости почти исключительно смѣсью абсолютнаго алкоголя съ крѣпкой азотной или ледяной уксусной кислотой въ слѣдующемъ примѣненіи: къ абсолютному алкоголю я прибавлялъ $7^1/_2\%$ крѣпкой азотной кислоты (уд. в. 1,40) и помѣщалъ въ него кусочки ткани на 15—20 мин., а затѣмъ переносилъ ихъ на тотъ же самый срокъ въ смѣсь абсолютнаго алкоголя съ 4% крѣпкой азотной кислоты, послѣ чего перекладывалъ объектъ въ чистый абсолютный алкоголь, мѣняемый нѣсколько разъ, и тогда уже приступалъ къ заливкѣ въ парафинъ или целлоидинъ. Иногда въ качествѣ первой смѣси я бралъ спиртъ съ 4% содержаніемъ крѣпкой азотной кислоты, а затѣмъ переводилъ объектъ въ спиртъ съ 2% содержаніемъ азотной кислоты и, наконецъ, въ чистый абсолютный алкоголь. При употребленіи смѣси алкоголя съ уксусной кислотой я пользовался слѣдующей, уже примѣнявшейся въ микротехникѣ (см. руководство Краузе), пропорціей: кусочки фиксируются въ абсолютномъ алкоголѣ съ 20% ледяной уксусной кислоты въ теченіе 20 мин., затѣмъ переносятся на такое же время въ смѣсь абсолютнаго алкоголя съ 10% уксусной кислоты и далѣе въ чистый алкоголь.

Для окрашиванія на препаратахъ центрозомъ мною примѣнялся преимущественно желѣзный гематоксилинъ съ послѣдующей окраской спиртовымъ растворомъ кислаго фук-

сина (0,1% въ 80° спирту). Очень также контрастно выдѣляются центрозомы и особенно сферы ихъ при окрашиваніи нервныхъ клѣтокъ моллюсковъ смѣсью метиленовой сини съ эозиномъ:

1/20% водн. раствора метиленовой сини 15 снт³.,
1/20% „ „ эозина 16 снт³.

Смѣсь приготовляется передъ самымъ употребленіемъ и фильтруется. Фильтратъ долженъ быть вполнѣ прозрачнымъ и слабаго синяго цвѣта. Цвѣтъ фильтрата всегда можно регулировать прибавленіемъ небольшихъ количествъ (по каплямъ) эозина или метиленовой сини съ повторной послѣ этого фильтраціей.

Окрашиваніе продолжается 1—2 часа; затѣмъ стекла со срѣзами переносятся въ абсолютный алкоголь, гдѣ довольно скоро (въ нѣсколько минутъ) происходитъ дифференціація окраски; послѣ—ксилолъ и бальзамъ. Чтобы придать краскамъ бо́льшую сохранность, полезно послѣ дифференцированія перенести срѣзы на нѣсколько минутъ (5—10) въ концентрированный растворъ гидрохинона въ абсолютномъ алкоголѣ или даже прямо дифференцировать въ этомъ растворѣ, затѣмъ промыть (недолго) чистымъ алкоголемъ и заключать.

Для изученія внутриклѣточнаго ретикулярнаго аппарата я вначалѣ пользовался импрегнаціей этого образованія осміевой кислотой по методу Копша и Шёваля (Sjövall). Но методъ Шёваля, представляющій собою видоизмѣненіе метода Копша, довольно сильно деформируетъ многіе тканевые элементы, вѣроятно, вслѣдствіе недостаточнаго прочнаго фиксированія ихъ формалиномъ для послѣдующей обработки. Въ виду этого, а также по нѣкоторымъ теоретическимъ соображеніямъ, я иначе, чѣмъ Шёваль, видоизмѣнилъ методъ Копша, а именно—я скомбинировалъ митохондріальные методы фиксаціи съ послѣдующей импрегнаціей объекта осміевой кислотой.

Самый процессъ моей обработки тканей слѣдующій:

1. Фиксированіе смѣсью Мевеса, Германа или другой какой-либо изъ нижеуказанныхъ жидкостей. Продолжительность фиксированія—около сутокъ. Хорошіе

результаты получаются также и при болѣе продолжительномъ срокѣ (даже до недѣли), а иногда достаточенъ бываетъ и болѣе короткій срокъ (6—12 часовъ).

2. Промываніе проточной или многократно смѣняемой дестиллированной водой до 4—5 часовъ.

3. Импрегнація 2% или 1% растворомъ осміевой кислоты въ термостатѣ при t° 33—35° С. въ продолженіе 4—6 дней. Если растворъ почему-либо потемнѣетъ до истеченія 4-хъ дней, его необходимо смѣнить; при потемнѣніи раствора послѣ этого срока мѣнять его, въ большинствѣ случаевъ, нѣтъ надобности, а слѣдуетъ вынимать кусочки ткани для дальнѣйшей обработки. 4—5 снт³. раствора OsO_4 вполнѣ достаточно на 3—4 небольшихъ кусочка.

4. Промываніе часто смѣняемой дестиллированной водой (можно и проточной) отъ 30 минутъ до 1 часу; болѣе долгое промываніе не даетъ особыхъ преимуществъ.

5. Ускоренное обезвоживаніе въ спиртахъ возрастающей крѣпости, начиная съ 50°, и заливка въ парафинъ черезъ ксилолъ или другую какую-либо среду въ теченіе 1 сутокъ. Въ смѣси ксилола съ парафиномъ достаточно держать осмированные кусочки 1—2 часа, въ расплавленномъ же парафинѣ—по 15—20 минутъ въ каждой изъ двухъ его порцій. При заливкѣ въ целлоидинъ надо въ теченіе 1 сутокъ довести кусочки тканей до смѣси спирта съ эфиромъ; въ целлоидинѣ же необходимо долгое пребываніе, такъ какъ онъ трудно проникаетъ въ осмированныя ткани. Въ этомъ случаѣ полезно передъ помѣщеніемъ кусочковъ въ целлоидинъ срѣзать поверхность ихъ съ одной или нѣсколькихъ сторонъ, если, конечно, характеръ объекта позволяетъ это сдѣлать. Залитые въ целлоидинъ кусочки нужно прикрѣплять не къ обычнымъ корковымъ пробкамъ (сильно вредятъ дубильныя вещества, извлекаемыя спиртомъ изъ этихъ пробокъ), а къ заранѣе вымоченнымъ въ спирту кусочкамъ дерева или стабилита.

При методѣ импрегнаціи осміевой кислотой фиксирующую жидкость Мевеса, равно какъ и всѣ другія примѣняемыя для этой цѣли смѣси, я употреблялъ съ 2—3 каплями ледяной уксусной кислоты, или съ 1—2 каплями

крѣпкой азотной кислоты (уд. в. 1,40), или же совсѣмъ безъ этихъ кислотъ. Жидкость Германа примѣнялась мной въ видоизмѣненномъ видѣ (видоизмѣненіе это принадлежитъ занимавшемуся въ лабораторіи А. С. Догеля доктору С. Левину):

хлористая платина $^1/_2{}^0/_0$—14 снт^3., $2^0/_0$ осміева кислота—6 снт^3., ледяная уксусная кислота 2—3 капли.

Кромѣ этихъ смѣсей я пользовался и многими другими—смѣсью Альтмана, Флеминга, Шампи (Arch. d'Anat. micr. T. XIII, 1911—1912), а кромѣ того примѣнялъ нѣкоторые новые составы:

a) $1^0/_0$ фосфорно-вольфрамовая кислота—16 снт^3.
$2^0/_0$ осміева кислота—4 снт^3.
Ледяная уксусная кислота—2—3 капли (или азотная кислота 1—2 капли).

b) $1^0/_0$ фосфорно-вольфрамовая кислота—8 снт^3.
$1^0/_0$ хромовая кислота или $3^0/_0$ двухромовокислый калій—8 снт^3.
$2^0/_0$ осміева кислота—4 снт^3.

c) $^1/_2{}^0/_0$ хлористая платина—8 снт^3.
$1^0/_0$ хромовая кислота или $3^0/_0$ двухромовокислый калій—8 снт^3.
$2^0/_0$ осміева кислота—4 снт^3.

Предлагаемый здѣсь методъ испробованъ мной не только на гангліяхъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, но и на другихъ тканяхъ этихъ животныхъ, равно какъ на различныхъ тканяхъ низшихъ позвоночныхъ и млекопитающихъ (нервныя, эпителіальныя, железистыя, хрящевыя клѣтки, фибробласты, элементы остеогенной ткани). При такой обработкѣ можно достигать хорошей сохранности клѣтокъ и отчетливой импрегнаціи осміевой кислотой внутриклѣточнаго аппарата Гольджи или хондріозомъ, а въ извѣстныхъ случаяхъ того и другого вмѣстѣ.

Въ рѣдкихъ случаяхъ мнѣ удавалось фиксировать и импрегнировать мой объектъ прямо въ парахъ OsO_4 при

t° 33—35° С. въ теченіе 4—5 дней, прикрѣпивъ комплексъ гангліевъ моллюска къ пробкѣ банки, на дно которой былъ налитъ реактивъ; скопляющуюся при этомъ на поверхности кусочка капли испаряющейся жидкости приходилось обсушивать нѣсколько разъ въ день фильтровальной бумагой. Гораздо чаще удается импрегнировать объектъ парами OsO_4 при тѣхъ же условіяхъ, но послѣ предварительнаго фиксированія его вышеуказанными жидкостями и водной промывки. Такому пріему импрегнированія въ нѣкоторыхъ случаяхъ приходится отдавать явное предпочтеніе.

Импрегнированныя осміемъ нервныя клѣтки моллюсковъ я изучалъ преимущественно безъ всякой дополнительной окраски, потому что самая осміева кислота даетъ на этомъ объектѣ нѣкоторые оттѣнки для различныхъ клѣточныхъ образованій, что является, конечно, весьма цѣннымъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда желательно дополнительное къ импрегнаціи окрашиваніе клѣтокъ, приходится останавливаться на краскахъ, не очень затемняющихъ клѣточный фонъ, чтобы не слишкомъ ослабить отчетливость импрегнированныхъ элементовъ. Для окрашиванія ядеръ я употребляю насыщенный водный растворъ феносафранина или метиловой зелени, для плазмы—оранжъ или ализариново-сѣрнокислый натрій. Хорошимъ дополнительнымъ окрашиваніемъ можетъ служить также Альтмановскій фуксинъ съ послѣдующей дифференцировкой его пикриновой кислотой или же тіониномъ и ауранціей по Кулю (An. Anz. Bd. 45, 1913). Равнымъ образомъ, въ тѣхъ случаяхъ, когда, несмотря на продолжительное дѣйствіе осміевой кислоты, импрегнація въ силу какихъ то причинъ не удается, окрашиваніе по Альтману и Кулю даетъ иногда вполнѣ удовлетворительные результаты для хондріозомъ и тѣмъ самымъ даетъ возможность въ извѣстной степени использовать такой матеріалъ.

Къ числу недостатковъ предлагаемаго мной метода надо отнести то обстоятельство, что самый поверхностный слой ткани во многихъ случаяхъ не импрегнируется, что исключаетъ или, по крайней мѣрѣ, ограничиваетъ его примѣненіе для объектовъ, имѣющихъ характеръ тонкихъ

пленокъ, поверхностныхъ пластовъ и т. п. [1]). Тѣмъ не менѣе въ такихъ поверхностныхъ тканяхъ, какъ призматическій эпителій, импрегнація удается часто. Что же касается до нервныхъ узловъ моллюсковъ, то въ отношеніи къ нимъ указанный недостатокъ почти не даетъ себя чувствовать, такъ какъ окружающая гангліи плотная соединительнотканная капсула является въ данномъ случаѣ хорошей защитой.

Для обнаруженія хондріозомъ, кромѣ методовъ импрегнаціи, я примѣнялъ фиксированіе нервной ткани по Бенда и по Шампи и окрашиваніе по Бенда, Альтману и Кулю. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ мнѣ удавалось довольно хорошо окрашивать хондріозомы желѣзнымъ гематоксилиномъ послѣ слѣдующей фиксаціи, употребляемой мной, главнымъ образомъ, для другихъ цѣлей при изученіи нервныхъ клѣтокъ моллюсковъ:

[1]) Надо отмѣтить, что это свойство не окрашивать во многихъ случаяхъ самые периферическіе слои тканей является общимъ для всѣхъ методовъ импрегнаціи осміевой кислотой, а также нерѣдко имѣетъ мѣсто и при серебреніи. Шёваль (1906), по отношенію къ методу Копша, объясняетъ это тѣмъ, что міэлогенная, по его представленію, субстанція внутриклѣточнаго ретикулярнаго аппарата при дѣйствіи воды въ глубинѣ тканей, куда не сразу достигаетъ OsO_4, превращается въ міэлинъ, который затѣмъ и осмируется; при обработкѣ же по методу самого Шёваля, превращеніе міэлогенной субстанціи аппарата въ міэлинъ происходитъ при промывкѣ объекта водой послѣ легкаго фиксированія его формалиномъ. Произвольность такого толкованія Шёвалемъ этого явленія ясна сама собою. Я отмѣчу только здѣсь то, что отсутствіе импрегнаціи въ периферическихъ слояхъ распространяется не только на ретикулярный аппаратъ, но и на хондріомъ, при чемъ происходитъ это и послѣ очень продолжительнаго дѣйствія на объектъ такими сравнительно прочно фиксирующими жидкостями, какъ смѣси: Флеминга, Мевеса, Альтмана, Германа, Шампи и т. п., и при очень быстрой послѣдующей водной обработкѣ. Надо сказать, что при томъ методѣ импрегнаціи, которымъ пользуюсь я, міэлинъ мякотныхъ волоконъ и многіе другіе липоиды темнѣютъ отъ дѣйствія OsO_4 почти лишь настолько, насколько реактивъ дѣйствуетъ на нихъ при первоначальномъ фиксированіи, и обычно при удачной импрегнаціи они не становятся столь интенсивно черными, какъ хондріозомы и внутриклѣточный аппаратъ Гольджи, а представляются окрашенными то въ болѣе, то въ менѣе темный, желтовато-оливковый или сѣрый цвѣтъ.

Насыщенный растворъ сулемы въ 0,75% растворѣ NaCl—16 снт³.

2% осміевая кислота—4 снт³.

Ледяная уксусная кислота—2—3 капли.

Смѣсью этой объектъ фиксируется въ теченіе сутокъ, промывается проточной водой и подвергается ускоренному обезвоживанію и заливкѣ. Сохранность тканевыхъ элементовъ при такой обработкѣ почти не оставляетъ желать лучшаго.

Клѣточный центръ; форма ядра.

При изученіи строенія нервныхъ клѣтокъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, мнѣ неоднократно приходилось убѣждаться въ присутствіи въ нихъ центрозомъ. Самъ по себѣ фактъ присутствія центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ далеко не новый. Въ научной литературѣ имѣется цѣлый рядъ положительныхъ на это указаній какъ для безпозвоночныхъ, такъ и позвоночныхъ животныхъ. У позвоночныхъ центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ описывали: Шаффферъ (1896)—въ крупныхъ клѣткахъ черепныхъ гангліевъ *Petromyzon Planeri*, Зольгеръ (1897)—у *Torpedo*; Гольмгренъ (1899)—въ клѣткахъ спинномозговыхъ гангліевъ у *Lophius piscatorius*, и Студничка (1900)—въ гангліозныхъ клѣткахъ головныхъ нервовъ у молодыхъ экземпляровъ (3 снм. длины) той же рыбы; Делеръ (1895)—въ симпатическихъ, а Ленгоссэкъ (1895)—въ спинномозговыхъ гангліяхъ у лягушки. Кольстеръ (1900, 1901) подробно описываетъ центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ переднихъ роговъ спинного мозга у всѣхъ классовъ позвоночныхъ, начиная съ рыбъ и кончая человѣкомъ. Относительно млекопитающихъ, помимо показаній Кольстера, имѣются данныя и другихъ авторовъ о присутствіи центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ этихъ животныхъ у взрослыхъ формъ и у эмбріоновъ, а именно—показанія Хатай (1901), Фукса (1902), Ванъ-деръ-Стрихта (1906). У безпозвоночныхъ животныхъ центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ описывали: Льюисъ (1896)—у червя изъ семейства Maldanidae,

Хемекеръ (1898)—у *Nereis virens*, Рендъ (1901)—у *Lumbricus*, и Макъ-Клюръ (1897)—у *Helix pomatia*.

Суммируя описанія названныхъ авторовъ, можно заключить, что центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ являются въ видѣ одной, двухъ или нѣсколькихъ центріоль, которыя всѣ вмѣстѣ (а иногда и каждая порознь; Хемекеръ, 1898) окружены бываютъ особымъ, часто иначе окрашивающимся, участкомъ протоплазмы, вполнѣ соотвѣтствующимъ тому, что Бовери называетъ собственно центрозомой. На ряду съ такой болѣе элементарной формой, наблюдаются картины и болѣе сложной дифференцировки протоплазмы вокругъ центріолей, гдѣ послѣднія бываютъ окружены довольно значительнымъ по размѣрамъ плазматическимъ слоемъ, обнаруживающимъ мелкозернистое или тонко фибриллярное строеніе, иногда съ концентрическимъ или радіальнымъ расположеніемъ своихъ элементовъ (сфера центрозомы, аттракціонная сфера).

Но въ 1912 году были опубликованы изслѣдованія Эргарда, который въ своей статьѣ (1912) по строенію нервныхъ клѣтокъ подвергаетъ критической оцѣнкѣ имѣвшіяся до того времени въ литературѣ указанія на присутствіе въ этихъ клѣткахъ центрозомъ и на основаніи своей критики, а также на основаніи результатовъ своего собственнаго изслѣдованія, приходитъ къ отрицанію существованія центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ вообще, по крайней мѣрѣ, въ нормальномъ ихъ состояніи. Насколько мнѣ извѣстно, такой заключительный выводъ Эргарда и оцѣнка имъ литературныхъ данныхъ по этому вопросу не вызвали до сихъ поръ возраженій въ печати со стороны изслѣдователей. А. Максимовъ во второй части своей книги „Основы гистологіи“ (1915) тоже высказываетъ сомнѣніе въ достовѣрности присутствія центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ, ссылаясь при этомъ на работу Эргарда и соглашаясь, видимо, съ его доводами. Тѣ возраженія, которыя Эргардъ приводитъ противъ существующихъ въ литературѣ положительныхъ указаній по данному вопросу, сводятся къ двумъ, главнымъ образомъ, положеніямъ: съ одной стороны, изображаемыя авторами фигуры центрозомъ въ нервныхъ клѣт-

кахъ могутъ быть артефактами, вызываемыми фиксаціей объектовъ или ихъ патологическимъ состояніемъ; съ другой—авторы могли принимать за центрозому отмѣченное Бюлеромъ (1895, 1898) и Гейденгайномъ (1911) спиральное закручиваніе неврофибриллъ въ мѣстѣ отхожденія нервнаго отростка отъ тѣла клѣтки (въ области т. наз. „конуса“). Конечно, возраженія Эргарда по существу не новы: большею частью онѣ уже раньше были высказываемы различными авторами. Онъ только суммировалъ ихъ и пытался обосновать своими собственными наблюденіями. Очень можетъ быть, что для многихъ, особенно же для лицъ, не занимавшихся самостоятельно надъ этимъ вопросомъ, доводы Эргарда могутъ показаться вполнѣ убѣдительными. На самомъ же дѣлѣ, какъ мнѣ представляется, это не такъ. Въ дальнѣйшемъ изложеніи я намѣренъ подробно разобрать его доводы, теперь же перейду къ полученнымъ мной по этому вопросу даннымъ.

У изслѣдуемыхъ животныхъ мнѣ удавалось находить центрозомы далеко не въ каждой нервной клѣткѣ, но во всякомъ случаѣ и не настолько рѣдко, чтобы можно было говорить о какой либо исключительности такихъ показаній. Надо принять во вниманіе, что неудачная по отношенію ко многимъ клѣткамъ оріентировка срѣзовъ, близкое часто расположеніе центрозомы къ ядру, слабая иногда выраженность сферы, большое сравнительно обиліе мелкозернистой хромофильной субстанціи, липоидныхъ элементовъ, отложеній гликогена въ протоплазмѣ нервныхъ клѣтокъ этихъ животныхъ,—все это служитъ обстоятельствами, весьма неспособствующими даннымъ изысканіямъ. Обиліе различныхъ сильно окрашивающихся элементовъ въ протоплазмѣ нервныхъ клѣтокъ моллюсковъ служитъ причиной тому, что многія фиксирующія жидкости, прекрасно въ общемъ сохраняющія форму и структуру этихъ клѣтокъ (различныя хромовыя, осміевыя, сулемовыя и мн. др. смѣси), являются мало пригодными для обнаруженія центрозомъ при болѣе обычныхъ, по крайней мѣрѣ, методахъ ихъ окраски (желѣзный гематоксилинъ, смѣсь Эрлиха-Біонди, тройное окрашиваніе по Флемингу). Поэтому, въ качествѣ фиксирующаго средства

для этой цѣли я примѣнялъ преимущественно абсолютный алкоголь въ смѣси съ крѣпкой азотной или ледяной уксусной кислотой, какъ это указано мной выше, въ изложеніи методовъ изслѣдованія. При этой обработкѣ всѣ липоидные элементы, отложенія гликогена и многія другія вещества въ протоплазмѣ растворяются; многія клѣтки представляются вслѣдствіе этого какъ бы сильно вакуолизированными, но зато самая плазма клѣтокъ становится прозрачнѣе, окрашиваніе ея даетъ больше тонкихъ оттѣнковъ и центрозомы выступаютъ гораздо отчетливѣе. При импрегнированіи объекта осміевой кислотой по видоизмѣненному мной методу Копша (см. выше) центрозомы, собственно сферы ихъ, иногда очень хорошо оттѣняются этимъ реактивомъ, при чемъ въ сочетаніи съ формой расположенія по отношенію къ сферѣ элементовъ хондріома или сѣтчатаго аппарата Гольджи, рѣзко выдѣляющихся при этой обработкѣ, получаются очень инструктивныя картины (рис. 29, 30, 31).

Въ нервныхъ клѣткахъ у изслѣдуемыхъ мной моллюсковъ центрозома располагается обычно возлѣ ядра, на болѣе или менѣе близкомъ отъ него разстояніи и всегда имѣетъ тенденцію занять центральное въ клѣткѣ положеніе. Клѣточное ядро при этомъ имѣетъ часто очень значительное углубленіе, или впадину, со стороны центрозомы и принимаетъ на разрѣзахъ бобовидную (рис. 3), а иногда совершенно подковообразную форму (рис. 2). Такое впячиваніе въ ядрѣ представляется очень распространеннымъ явленіемъ въ этомъ объектѣ и имѣетъ различныя степени своей выраженности, начиная съ простого сплющиванія одной стороны ядра или легкой вогнутости его и кончая весьма глубокой впадиной сферическаго, большею частью, или овальнаго вида.

Я долженъ сдѣлать здѣсь нѣкоторое отступленіе въ своемъ изложеніи и подробнѣе остановиться на формѣ ядра въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis*. Дѣло въ томъ, что у Gastropoda, въ частности у *Helix*, нѣкоторые изслѣдователи, напр., Лежандръ (1908—1909), Эргардъ (1912) и др., считаютъ единственно нормальной формой ядра нервныхъ клѣтокъ правильную сферическую или овальную, всякія же другія формы, въ томъ числѣ и бобовидную, или почковидную, принимаютъ за искусственное измѣненіе вслѣдствіе дефекта

фиксаціи и обработки объекта. Но по крайней мѣрѣ у тѣхъ представителей Gastropoda, съ которыми я имѣлъ дѣло, подковообразная или бобовидная форма ядра, наряду съ сферической или овальной, представляется обычнымъ и нормальнымъ явленіемъ по слѣдующимъ основаніямъ:

1) ее приходится наблюдать при примѣненіи самыхъ разнообразныхъ фиксирующихъ средствъ;

2) она не вызывается деформаціей самой клѣтки;

3) самая впадина въ ядрѣ, придающая ему вышеуказанную форму, бываетъ всегда въ числѣ 1 для даннаго ядра и не можетъ быть сопоставляема съ тѣми деформаціями, зависящими отъ обработки, которыя встрѣчаются въ крайне непостоянномъ и неопредѣленномъ видѣ, придаютъ ядру болѣе или менѣе изуродованныя очертанія и сопровождаются отставаніемъ оболочки ядра отъ протоплазмы;

4) наблюдается опредѣленное расположеніе нѣкоторыхъ элементовъ протоплазмы (сферы, хондріома, ретикулярнаго аппарата) въ предѣлахъ этой впадины и смежной съ нею области;

5) бобовидная и подковообразная фигура ядра обычна для многихъ клѣточныхъ формъ [клѣтки эпителія Десцеметовой оболочки, гигантскія клѣтки костнаго мозга, лейкоциты и отчасти половыя клѣтки (Менсонъ, 1910, 1912) и др.] и всегда также связана съ присутствіемъ и расположеніемъ въ нихъ клѣточнаго центра;

6) но самое главное основаніе я полагаю въ томъ, что впадину въ ядрѣ нервныхъ клѣтокъ моллюсковъ мнѣ приходилось неоднократно наблюдать при изученіи свѣжаго матеріала [1]). При этомъ мнѣ удавался такой экспериментъ: намѣтивши опредѣленную клѣтку, въ которой замѣтна вогнутая форма ядра, я разрушалъ (проколомъ, царапиной) плазму самой клѣтки или ея отростка; ядерная впадина тогда выпрямлялась, и ядро принимало совершенно правильную капельно-шарообразную форму. Если же ганглій предъ тѣмъ былъ фиксированъ, хотя бы слегка (нѣсколько минутъ въ разбавленномъ растворѣ Люголевскаго іода), то никакія поврежденія плазмы клѣтки или ея отростка исправленія вогнутой формы ядра въ шарообразную уже не вызывали.

На разрѣзахъ выступаетъ еще другая интересная особенность въ формѣ ядеръ изслѣдуемыхъ мной клѣтокъ. Со стороны вогнутой поверхности отъ ядра довольно часто задаются въ плазму радіально направленные выступы, или лучи, которымъ слѣдуетъ, конечно, и ядерная оболочка, принимающая въ данномъ случаѣ мелко складчатый

[1]) Для такого изученія я помѣщалъ ганглій моллюска въ кровяную плазму, взятую отъ того же животнаго (пользовался также и физіологическимъ растворомъ NaCl), тонкой иглой разрушалъ въ нѣсколькихъ мѣстахъ окружающую ганглій капсулу и накрывалъ покровнымъ стекломъ. При этой манипуляціи, подъ тяжестью одного покровнаго стекла или при самомъ легкомъ надавливаніи, клѣтки ганглія распредѣляются довольно тонкимъ слоемъ, разсыпаясь вѣерообразно, но не отрываясь, большею частью, отъ своихъ нейритовъ.

видъ (рис. 3, 7, 8, 11, 12, 19, 22, 23, 29, 32). Совершенно соотвѣтствующія образованія, только въ менѣе выраженной формѣ, описывали Гольмгренъ (1899) въ нервныхъ клѣткахъ *Lophius piscatorius*, а также Балловицъ (1900) въ эпителіальныхъ клѣткахъ Десцеметовой оболочки. Относительно процесса образованія этихъ ядерныхъ лучей и значенія ихъ я не могу пока высказаться опредѣленно. Несомнѣнно лишь то, что они служатъ для увеличенія ядерной поверхности и могутъ являться показателями особенно дѣятельнаго въ данномъ мѣстѣ состоянія взаимообмѣна между ядромъ и клѣточной плазмой. Вполнѣ очевидно также, что происхожденіе этихъ лучей, какъ и самой ядерной впадины, стоитъ, согласно показаніямъ названныхъ авторовъ, въ тѣсной связи съ дѣятельностью центрозомы; однако, судить о какомъ-нибудь ея аррозійномъ дѣйствіи на ядро, какъ это утверждаетъ Балловицъ (1900) для клѣтокъ Десцеметова эпителія, у меня нѣтъ данныхъ.

Возвращаюсь къ описанію самой центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis*. На основаніи моихъ наблюденій она представляется въ слѣдующемъ видѣ. Въ центрѣ ея имѣется одна (рис. 2), двѣ (рис. 3, 30) или много болѣе центріоль. Мой рис. 1 изображаетъ нервную клѣтку *Planorbis*, въ которой можно насчитать до трехъ десятковъ центріоль, при чемъ въ такихъ случаяхъ иногда замѣтно бываетъ расположеніе ихъ парами, въ видѣ многихъ диплозомъ, иногда же онѣ болѣе скучены всѣ вмѣстѣ. Такія группы центріоль, по своей множественности и по своему расположенію въ клѣткѣ, вполнѣ соотвѣтствуютъ микроцентрамъ, описаннымъ Гейденгайномъ (1894) въ мегакаріоцитахъ кролика. Центріоли въ нѣкоторыхъ случаяхъ, особенно, когда онѣ встрѣчаются въ числѣ одной—двухъ, бываютъ окружены небольшимъ отграничивающимся отъ остальной плазматической массы клѣтки участкомъ. Въ большинствѣ же случаевъ вокругъ центріоль имѣется сфера весьма значительныхъ размѣровъ (рис. 1, 2 и 3, рис. 29, 30, 31) и различной сложности по своему строенію. Протоплазма сферы представляется въ общемъ крайне мелкозернистой, при чемъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ зернистость эта принимаетъ чрезвычайно тонкое сѣтчатое расположеніе; иногда же бываетъ замѣтно, правда, очень слабо выраженное, радіальное распредѣленіе составляющихъ ее зернистостей. Въ центральной своей части сфера обычно красится болѣе интенсивно кислыми анилиновыми

красками (фуксинъ, эозинъ), по направленію же къ периферіи способность ея окрашиваться постепенно слабѣетъ, при этомъ намѣчается нѣкоторая концентрическая ея слоистость (рис. 2). При окрашиваніи фиксированнаго спиртомъ съ азотной или съ уксусной кислотой матеріала смѣсью метиленовой сини съ эозиномъ получается очень контрастная окраска сферы въ видѣ ярко розоваго пятна, рѣзко выдѣляющагося на общемъ, закрашенномъ въ синеватый цвѣтъ (благодаря обилію мелкозернистой хромофильной субстанціи), фонѣ клѣточной плазмы. Кромѣ того при этой окраскѣ иногда выдѣляются въ сферѣ два рѣзко обособленныхъ ея слоя: внутренній, медуллярный (по терминологіи Ванъ-Бенедена), который обнаруживаетъ базофильность и окрашивается метиленовой синью, и наружный, кортикальный, слой, рѣзко окрашивающійся эозиномъ (рис. 3). Самыя центріоли также могутъ выступать при этой окраскѣ въ видѣ болѣе крупныхъ и болѣе интенсивно окрашенныхъ метиленовой синью зеренъ во внутреннемъ базофильномъ слоѣ. Такое обособленіе въ извѣстныхъ случаяхъ въ сферѣ двухъ слоевъ можно наблюдать и при окраскѣ желѣзнымъ гематоксилиномъ съ фуксиномъ или бордо, такъ какъ при этомъ тоже замѣтно бываетъ темное окрашиваніе внутренняго слоя. Особенно же хорошо оно выступаетъ при импрегнаціи матеріала осміевой кислотой, безъ всякой дополнительной подкраски (рис 29): внутренняя, медуллярная, зона сферы окрашивается осміевой кислотой въ темный цвѣтъ и обнаруживаетъ свое чрезвычайно тонкозернистое строеніе (осміофильная зернистость), тогда какъ периферическая, кортикальная, зона остается совершенно свѣтлою, хотя тонкая зернистость (не осміофильная) и здѣсь бываетъ тоже замѣтна. Интересно, что при импрегнаціи осміевой кислотой въ центральной части медуллярной зоны оттѣняется иногда одно, два или нѣсколько зеренъ, болѣе крупныхъ, чѣмъ основная зернистость этой зоны, которыя, по сравненію ихъ съ центріолями на препаратахъ, окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ, можно принимать именно за эти послѣднія. Окраска клѣтки, изображенной на рис. 30, представляетъ комбинацію им-

прегнаціи объекта осміевой кислотой съ послѣдующимъ окрашиваніемъ желѣзнымъ гематоксилиномъ; въ этомъ случаѣ въ темно окрашенной осміевой кислотой внутренней зонѣ сферы отчетливо выступаютъ 2 центріоли. На возможность окрашиванія центріолей осміевой кислотой указывалъ Смирновъ (1907), который въ хрящевыхъ клѣткахъ жаберной пластинки *Siredon pisciformis*, при обработкѣ матеріала по Копшу, получалъ образованія въ видѣ двухъ зернышекъ, окруженныхъ оттѣняющимся отъ остальной плазмы круглымъ полемъ. На основаніи предыдущихъ своихъ изслѣдованій хрящевыхъ и костныхъ клѣтокъ различныхъ млекопитающихъ при другихъ методахъ обработки и окрашиванія, авторъ этотъ полагалъ, что окрашенныя имъ осміевой кислотой по методу Копша образованія не что иное, какъ настоящія центральныя тѣльца.

Помимо обособленія вокругъ центріолей сферы, въ протоплазмѣ нервныхъ клѣтокъ изслѣдуемыхъ мной моллюсковъ иногда замѣтно бываетъ радіальное расположеніе структурныхъ элементовъ клѣтки за предѣлами самой сферы, какъ выраженіе нѣкоторой направляющейся отъ центра лучистости. Такое отношеніе видно отчасти на рис. 3, особенно же на рис. 29, гдѣ выступаетъ радіальное къ центру расположеніе элементовъ, описываемыхъ въ этихъ клѣткахъ за аппаратъ Гольджи. Болѣе подробно объ отношеніи къ центрозомѣ ретикулярнаго аппарата Гольджи я сообщу ниже, когда буду описывать это образованіе.

Заканчивая изложеніе своихъ наблюденій надъ центрозомами въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, я постараюсь дать отвѣтъ по поводу отмѣченнаго выше отрицательнаго взгляда Эргарда на фактъ существованія центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ вообще, условно относя его возраженія и къ даннымъ моей работы. Пытаясь доказать изображаемыя авторами центрозомы въ нервныхъ клѣткахъ въ качествѣ чисто искусственныхъ фигуръ, Эргардъ ссылается на показанія Апати (1897), находившаго при обработкѣ хлористымъ золотомъ въ околоядерной зонѣ нервныхъ клѣтокъ піявокъ

небольшія круглыя гомогенныя тѣльца, окруженныя свѣтлымъ участкомъ (ихъ, однако, Апати за центрозомы отнюдь не принимаетъ), и на показанія Гольдшмидта (1908), получавшаго въ гангліозныхъ клѣткахъ *Ascaris*, при обработкѣ ихъ растворами солей металловъ (особенно тяжелыхъ металловъ), шаровидныя или угловатыя, съ радіальной иногда внутренней зоной образованія сложной структуры, напоминающей центрозому со сферой и центротекой [1]). Равнымъ образомъ, отмѣчаемое иногда авторами въ нервныхъ клѣткахъ лучистое расположеніе элементовъ протоплазмы вокругъ центрозомы (Льюисъ, 1896; Гольмгренъ, 1899) Эргардъ тоже склоненъ считать за искусственное явленіе, такъ какъ онъ самъ получалъ радіальныя фигуры въ нервныхъ клѣткахъ исключительно при примѣненіи въ качествѣ фиксатора трихлормолочной кислоты. Къ столь же искусственнымъ или, по крайней мѣрѣ, патологическимъ образованіямъ Эргардъ относитъ также довольно загадочныя, центрозомоподобныя будто бы, по его мнѣнію, фигуры, въ родѣ тѣхъ, что изображаютъ Лежандръ (1908—1900) у *Helix*, Родэ (1903, 1904) у *Tethys leporina*, да и самъ Эргардъ (его фигура *B* въ текстѣ) въ одномъ случаѣ у піявки. Наконецъ, описанныя Макъ-Клюромъ (1897) у *Helix pomatia* центрозомы Эргардъ считаетъ возможнымъ объяснить тѣмъ, что авторъ могъ принять за таковыя слѣды отложенія гликогена, вымытаго изъ клѣтокъ при водной обработкѣ объекта.

Но наблюдаемыя мной формы центрозомъ въ нервныхъ клѣткахъ не могутъ быть объяснены образованіемъ и выкристаллизовываніемъ въ плазмѣ металлальбуминатовъ или другихъ металлическихъ соединеній по той

[1]) Гольдшмидтъ сопоставляетъ полученіе имъ такихъ фигуръ съ фактомъ, установленнымъ Бючли (1898), что нѣкоторыя вещества, способныя кристаллизоваться въ различныхъ формахъ, при выкристаллизаціи ихъ въ полужидкой, вязкой средѣ даютъ сферокристаллы; Гольдшмидтъ полагаетъ, что и въ нервныхъ клѣткахъ могутъ выпадать въ видѣ сферокристалловъ металлальбуминаты или соединенія солей металловъ съ міэлиномъ.

простой причинѣ, что въ тѣхъ фиксирующихъ средствахъ, преимущественно съ помощью которыхъ я изучалъ центрозомы, солей какихъ либо металловъ не содержится. Точно также я не имѣю возможности сопоставить наблюдаемыя мной центрозомы съ загадочными образованіями въ нервныхъ клѣткахъ, описанными Лежандромъ, Родэ и самимъ Эргардомъ, такъ какъ между ними нѣтъ ничего общаго. Я не могу даже согласиться съ Эргардомъ въ самомъ названіи этихъ образованій „центрозомоподобными“: ужъ слишкомъ они не похожи на истинныя центрозомы и поэтому врядъ ли могутъ для кого-нибудь служить такимъ соблазномъ. Къ тому же и сами авторы (за исключеніемъ Родэ), описывавшіе эти „центрозомоподобныя“, по Эргарду, образованія, да и другіе изслѣдователи никогда за центрозомы ихъ не принимали. Единственное возраженіе, съ которымъ приходится болѣе серьезно считаться, это то, что подъ видомъ центрозомы возможно описать картину спиральнаго закручиванія неврофибриллъ въ т. наз. „конусѣ“, особенно на разрѣзахъ, прошедшихъ въ тангенціальномъ направленіи къ мѣсту отхожденія отъ клѣтки нервнаго отростка, какъ это было указано раньше Бюлеромъ (1895, 1896), Студничка (1900), Гейденгайномъ (1911). Но мнѣ кажется, что и въ этомъ вовсе нетрудно разобраться. Объектъ свой я изучалъ обычно на серіи послѣдовательныхъ срѣзовъ, а при этомъ всегда легко прослѣдить, что тѣ образованія, которыя я описываю въ данной работѣ, какъ центрозомы, часто никакого сообщенія съ конусомъ нервнаго отростка не имѣютъ, а отдѣлены отъ него болѣе или менѣе значительнымъ слоемъ протоплазмы, содержащимъ въ обиліи хромофильную субстанцію, элементы хондріома, ретикулярнаго аппарата и др. образованія, свойственныя плазмѣ клѣточнаго тѣла. Притомъ, нервный отростокъ отходитъ отъ тѣла клѣтки всегда въ центростремительномъ направленіи (по крайней мѣрѣ, въ униполярныхъ клѣткахъ, являющихся преобладающими въ гангліяхъ моллюсковъ), т. е. отъ медіальной, обращенной къ центру ганглія, стороны клѣтки. Центрозома же, равно какъ и ядерное углубленіе, въ которомъ она обычно помѣщается, такой

строгой закономѣрности въ своемъ расположеніи не подлежатъ и могутъ встрѣчаться въ другихъ мѣстахъ клѣточнаго тѣла, даже на совершенно противоположной „конусу“ сторонѣ. Наконецъ, я никогда не наблюдалъ какого либо спиральнаго расположенія элементовъ въ предѣлахъ самой сферы, соотвѣтственно столь характерному для „конуса“ спиральному закручиванію неврофибриллъ. Кстати сказать, это послѣднее явленіе легко наблюдается на изслѣдуемомъ мной объектѣ.

Не лишено интереса, по моему, то обстоятельство, что въ тѣхъ случаяхъ, когда самая центрозома не обнаруживается, мѣсто ея обычнаго расположенія (въ ядерной впадинѣ или просто въ извѣстномъ пунктѣ возлѣ ядра, гдѣ такая впадина выражена лишь въ видѣ намека) почти постоянно бываетъ чѣмъ нибудь отмѣчено въ клѣткѣ (особенно это касается расположенія хондріома, ретикулярнаго аппарата и др. элементовъ въ плазмѣ, какъ видно, напр., на рис. 12, 23, 32), такъ что является необходимымъ обозначать его, какъ особый, полярный пунктъ клѣточнаго тѣла.

Внутриклѣточный аппаратъ Гольджи.

Дальнѣйшей задачей въ настоящей работѣ я намѣтилъ себѣ выясненіе взаимоотношеній, существующихъ въ изучаемыхъ мной клѣткахъ между центрозомой и внутриклѣточнымъ аппаратомъ Гольджи. Въ статьѣ М. Пилата (1912), изслѣдовавшаго клѣтки мозгового слоя надпочечника ежа (*Erinaceus europaeus*), имѣется указаніе, что аппаратъ Гольджи располагается въ этихъ клѣткахъ внутри сферы центрозомы, окружающей его со всѣхъ сторонъ, и до нѣкоторой степени соотвѣтствуетъ ей по своимъ очертаніямъ. Балловицъ (1900; 1,2), описывавшій несомнѣнно тотъ же самый ретикулярный аппаратъ въ клѣткахъ Десцеметова эпителія подъ именемъ центроформія, отмѣчаетъ иное отношеніе къ сферѣ этого образованія; а именно—центроформій, по Балло-

вицу, располагается на периферіи, въ окружности сферы, охватывая ее со всѣхъ сторонъ. Въ виду такого расхожденія въ фактахъ, для меня представлялось интереснымъ выяснить, какая же изъ двухъ формъ выраженія данныхъ взаимоотношеній существуетъ въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ. Новый методъ Гольджи (*Arch. Ital. de Biologie. T.* 49; 1908) для ретикулярнаго аппарата оказался, къ сожалѣнію, непригоднымъ при моемъ изученіи, въ силу значительной трудности импрегнировать серебромъ мой объектъ при этой обработкѣ. Мнѣ пришлось пользоваться исключительно импрегнаціей этого образованія осміевой кислотой по методу Копша, Шёваля, главнымъ же образомъ по видоизмѣненному мной самимъ методу Копша, изложенному выше.

Въ настоящее время относительно внутриклѣточнаго аппарата Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ безпозвоночныхъ животныхъ и, въ частности, моллюсковъ имѣется цѣлый рядъ работъ, принадлежащихъ, главнымъ образомъ, школѣ Нусбаума за періодъ 1910—1912 годовъ. Но еще до появленія этихъ работъ М. Поповъ (1906, 1907) импрегнировалъ осміевой кислотой по методу Копша и Шёваля въ нервныхъ клѣткахъ *Helix pomatia* образованія въ видѣ отдѣльныхъ, не связанныхъ между собою, извитыхъ нитей, которыя онъ считаетъ элементами сѣтчатаго аппарата и отожествляетъ съ хромидіями, или, что то же, съ хондріозомами, половыхъ клѣтокъ этого моллюска. Равнымъ образомъ, Лежандръ (1908—1909) въ томъ же объектѣ и при тѣхъ же методахъ обработки описывалъ осміофильныя гранулы сферической, эллипсоидной, кольцевидной формы, равно какъ и элементы въ видѣ полумѣсяца или просто палочекъ; гранулы эти разсѣяны по всему тѣлу клѣтокъ, при чемъ авторъ отмѣчаетъ нѣкоторое концентрическое ихъ расположеніе. Лежандръ высказывается въ томъ смыслѣ, что эти осміофильныя гранулы, быть можетъ, соотвѣтствуютъ сѣти Гольджи нервныхъ клѣтокъ позвоночныхъ.—Вейгль (1910; 1) въ нервныхъ клѣткахъ Cephalopoda (въ частности, у *Octopus*, *Sepia, Loligo*, *Eledone*) описывалъ, съ помощью методовъ осмированія внутриклѣточный аппаратъ Гольджи, состоя-

щимъ преимущественно изъ короткихъ и изъ болѣе или менѣе длинныхъ, часто изогнутыхъ или извитыхъ нитей, которыя рѣдко развѣтвляются, а анастомозируютъ другъ съ другомъ только въ исключительныхъ случаяхъ, такъ что въ цѣломъ не образуютъ никакой замкнутой сѣти. Вейгль (1910; 2) изслѣдовалъ также это образованіе и у Gastropoda. По его даннымъ, у *Helix pomatia*, *Limnaea palustris*, *Planorbis corneus*, *Paludina vivipara* аппаратъ Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ представленъ исключительно короткими, бактеріевидными нитями, которыя часто бываютъ тѣсно скучены и заполняютъ собою почти сплошь всю эндоплазму этихъ клѣтокъ; болѣе длинныя нити, изогнутыя или извитыя, встрѣчаются лишь, какъ исключеніе. Тѣмъ болѣе никогда авторъ не наблюдалъ здѣсь ни связи данныхъ элементовъ другъ съ другомъ, ни ихъ развѣтвленія. Но у *Tethys leporina* въ однѣхъ нервныхъ клѣткахъ онъ находилъ подобную же форму аппарата, въ другихъ клѣткахъ, наоборотъ, наблюдалъ длинныя извитыя и сплетающіяся нити, которыя раздваиваются, соединяются другъ съ другомъ и мѣстами образуютъ вполнѣ правильную сѣть, подобную той, которой обычно бываетъ представленъ внутриклѣточный аппаратъ Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ млекопитающихъ.—Полющинскій (1911) въ нервныхъ клѣткахъ у Crustacea (*Squilla mantis*, *Homarus vulgaris*, *Astacus fluviatilis*) описывалъ этотъ аппаратъ въ видѣ короткихъ, прямыхъ или нѣсколько изогнутыхъ нитей, а также многочисленныхъ зеренъ, болѣе или менѣе правильной формы. Кромѣ того, авторъ отмѣчаетъ иногда у Crustacea полукольцевидные или вполнѣ кольцевидно сомкнутые элементы аппарата Гольджи.

Бялковская и Куликовская (1911, 1912), изслѣдовавшія нервныя клѣтки у *Lumbricus*, нѣкоторыхъ піявокъ и насѣкомыхъ, находили въ нихъ внутриклѣточный сѣтчатый аппаратъ въ различной формѣ. У *Lumbricus* и піявокъ аппаратъ Гольджи представляетъ настоящую связную сѣть; въ нервныхъ же клѣткахъ насѣкомыхъ аппаратъ этотъ состоитъ въ однихъ случаяхъ изъ короткихъ, прямыхъ или изогнутыхъ нитей (у *Periplaneta orientalis*, личинокъ стрекозъ), въ другихъ случаяхъ, кромѣ того, имѣются и болѣе

сложныя формы въ видѣ замкнутыхъ или полузамкнутыхъ кружковъ и длинныхъ нитей, часто извитыхъ, развѣтвляющихся или анастомозирующихъ другъ съ другомъ (куколки *Sphinx ligustri*, гусеницы *Arctia);* у нѣкоторыхъ же насѣкомыхъ (напр., у *Dytiscus),* по даннымъ этихъ изслѣдовательницъ, помимо указанныхъ элементовъ внутриклѣточнаго аппарата, имѣются также небольшіе клубочки и корзиночки сѣтчатаго вида. Бялковская и Куликовская изрѣдка наблюдали у насѣкомыхъ нити аппарата и въ нервныхъ отросткахъ, иногда на всемъ протяженіи этихъ послѣднихъ до центральной массы гангліевъ (невропиля).—Рина Монти (1914) описывала аппаратъ Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ Crustacea (*Astacus fluviatilis* и *Homarus vulgaris*), вопреки показаніямъ Полющинскаго, въ видѣ связной, замкнутой сѣти извитыхъ и переплетающихся нитей, занимающихъ все плазматическое тѣло клѣтокъ за исключеніемъ небольшого периферическаго его слоя. Правда, по наблюденіямъ Рины Монти, въ этомъ объектѣ встрѣчается фрагментація аппарата на отдѣльные нитчатые элементы, но по величинѣ, по расположенію и по общей конфигураціи этихъ нитей, аппаратъ Гольджи не представляетъ въ данномъ случаѣ значительнаго уклоненія отъ предыдущей связной своей формы.

Изъ только что приведеннаго краткаго литературнаго обзора можно убѣдиться, что въ нервныхъ клѣткахъ безпозвоночныхъ животныхъ аппаратъ Гольджи является далеко не всегда въ связной, замкнутой, сѣтчатой формѣ, но большею частью въ видѣ отдѣльныхъ элементовъ этой сѣти, которые, по степени своей фрагментаціи, величинѣ и расположенію ихъ въ клѣткахъ, могутъ представлять много различныхъ варіацій, зависящихъ отъ тѣхъ или иныхъ физіологическихъ состояній какъ цѣлыхъ организмовъ, такъ и отдѣльныхъ клѣточныхъ ихъ элементовъ (само собой разумѣется, что необходимо учитывать при этомъ и не всегда одинаковое дѣйствіе примѣняемыхъ реактивовъ). Вышеуказанные авторы ограничивались, главнымъ образомъ, констатированіемъ самаго этого явленія, не вдаваясь въ выясненіе по существу его причинъ и зависимости. На существованіе весьма значительныхъ ва-

ріацій въ формѣ внутриклѣточнаго аппарата Гольджи указывалъ еще Бергенъ (1904), подробно изучавшій это образованіе въ различныхъ клѣткахъ млекопитающихъ и, отчасти, птицъ, при чемъ имъ намѣченъ даже цѣлый циклъ развитія и регресса даннаго аппарата въ зависимости отъ функціональнаго его состоянія. — Экспериментальныя изслѣдованія Маркора (1910) доказываютъ распаденіе связной, сѣтчатой формы аппарата Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ при поврежденіи отходящихъ отъ нихъ нервныхъ волоконъ; связная форма эта можетъ, по наблюденіямъ автора, опять возстановляться въ первоначальномъ видѣ, если поврежденіе не велико; послѣ сильныхъ же поврежденій фрагменты аппарата разсыпаются въ мелкую зернистость. Зависимость морфологическихъ измѣненій аппарата Гольджи отъ различныхъ физіологическихъ и патологическихъ состояній весьма детально разбираетъ Рамонъ-Кахаль въ недавно опубликованной имъ большой статьѣ (1915), посвященной этому вопросу. Онъ изучалъ разнообразныя клѣтки: нервныя, железистыя, эпителіальныя, хрящевыя, соединительнотканныя и др.— въ различныхъ стадіяхъ роста и при различныхъ функціональныхъ ихъ состояніяхъ въ силу естественныхъ или искусственно вызываемыхъ условій. При этомъ, какъ общее положеніе, Рамонъ-Кахаль выставляетъ то, что при разнаго рода дегенеративныхъ процессахъ вещество аппарата Гольджи уменьшается; связная, сѣтчатая его форма утрачивается; появляются вмѣсто сѣти отдѣльные фрагменты ея, которые въ дальнѣйшихъ дегенеративныхъ стадіяхъ превращаются въ шарики или пузырьки, утрачивающіе способность избирательно окрашиваться соотвѣтствующими методами. Наоборотъ, въ періоды наиболѣе активной, созидательной дѣятельности клѣтокъ вещество сѣтчатаго аппарата способно гипертрофироваться.—Яркимъ примѣромъ вліянія функціональнаго состоянія клѣтокъ на форму аппарата Гольджи можетъ, наконецъ, служить видоизмѣненія при процессѣ митотическаго клѣточнаго дѣленія, когда сѣтчатая, связная форма его, судя по описаніямъ Перрончито (1910), подтвержденнымъ Дейнекой (1912) и Кахалемъ (1915), распадается на отдѣльные мелкіе элементы, такъ называемыя диктіозомы.

Переходя теперь къ изложенію моихъ собственныхъ наблюденій надъ аппаратомъ Гольджи въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, я долженъ прежде всего констатировать, съ одной стороны, чрезвычайное разнообразіе тѣхъ формъ, въ какихъ онъ находитъ свое выраженіе въ означенныхъ клѣткахъ, а съ другой стороны—чрезвычайное же сходство многихъ его элементовъ съ хондріозомами, которыя въ настоящее время довольно подробно описанны въ нервныхъ клѣткахъ у высшихъ животныхъ (Нажотъ, 1909; Буссака, 1913; Широкогоровъ, 1913; Каудри, 1913, 1914, и др). Представляется иногда довольно затруднительнымъ опредѣлить, что въ данный моментъ находится въ той или иной нервной клѣткѣ этихъ моллюсковъ: подлинный ли аппаратъ Гольджи или хондріомъ,—настолько стерты бываютъ здѣсь грани морфологическихъ различій этихъ образованій.

Всѣ мои изображенія, представленныя на рис. 7—21 сдѣланы съ препаратовъ нервныхъ клѣтокъ одного и того же экземпляра животнаго, чтобы можно было съ большей опредѣленностью дѣлать между ними тѣ или иныя сопоставленія.

Въ клѣткахъ, изображенныхъ на рис. 7— 13 въ плазмѣ разсѣянны въ большомъ количествѣ элементы аппарата Гольджи, которые въ однихъ случаяхъ имѣютъ видъ мелкихъ, рѣзко очерченныхъ палочекъ (рис. 9, 10), граничащихъ иногда съ гранулярными формами (рис. 7, 8), въ другихъ случаяхъ — представлены длинными, извитыми или изогнутыми нитями (рис. 13). Между этими формами можно наблюдать въ различныхъ клѣткахъ цѣлый рядъ постепенныхъ переходовъ (рис. 7—13), которые на препаратахъ удается прослѣдить съ большою полнотой. Въ той или иной изъ только что отмѣченныхъ формъ аппаратъ Гольджи является наиболѣе распространеннымъ въ нервныхъ клѣткахъ изслѣдуемыхъ мной моллюсковъ, такъ что этотъ именно видъ его надо признать здѣсь болѣе типичнымъ. Но одними указанными формами осмирующіеся въ этихъ клѣткахъ элементы аппарата далеко не ограничиваются, и при даль-

нѣйшихъ сопоставленіяхъ ихъ намѣчается въ общемъ два главныхъ направленія въ варіаціяхъ формъ. Съ одной стороны, эти элементы могутъ образовывать анастомозирующія или развѣтвляющіяся, снабженныя иногда легкими варикозностями нитчатыя формы (рис. 14), отъ которыхъ, въ свою очередь, существуютъ переходы къ чрезвычайно длиннымъ тонкимъ нитямъ, расположеннымъ не только по различнымъ направленіямъ клѣточнаго тѣла, но протягивающимся и по отростку до самаго невропиля (рис. 15). Нити эти частью гладкія, частью же слегка зернистыя. И если осміофильные элементы, изображенные на рис. 7—13, имѣютъ много общаго съ митохондріальными формами (хондріозомами, хондріоконтами), то элементы, представленные на рис. 14, 15, по своему внѣшнему виду и расположенію въ клѣткѣ ничѣмъ другимъ, какъ подлинно митохондріальными образованіями, быть не могутъ. Изрѣдка встрѣчаются картины очень рѣзкаго зернистаго распада нитей (рис. 16), начинающагося съ появленія на нихъ варикозностей, или утолщеній, и оканчивающагося полнымъ распаденіемъ ихъ на отдѣльныя зерна. Но, въ виду рѣдкости такихъ картинъ, я нѣсколько сомнѣваюсь въ ихъ естественности и значительную долю явленія такого сплошного зернистаго распада отношу на деформирующее дѣйствіе реактивовъ.

Въ совершенно другомъ, по сравненію съ предыдущимъ, направленіи можно прослѣдить измѣненіе формы аппарата Гольджи въ клѣткахъ, представленныхъ на рис. 17—21. Здѣсь элементы его становятся толще, принимаютъ болѣе массивный характеръ и форма ихъ изъ прямыхъ или слегка изогнутыхъ палочекъ и нитей можетъ измѣняться въ полукольцевидныя, крючковидныя или даже петлевидныя образованія (рис. 17).

Дальнѣйшія стадіи превращенія сводятся къ тому, что разрозненные элементы аппарата сливаются другъ съ другомъ и образуютъ болѣе сложныя по своимъ очертаніямъ фигуры (рис. 18); при чемъ, на ряду съ увеличеніемъ массивности, уменьшается общее количество въ клѣткахъ отдѣльныхъ элементовъ, вслѣдствіе чего предположеніе, что въ данномъ случаѣ происходитъ именно сліяніе ихъ,

имѣетъ здѣсь нѣкоторое свое основаніе. Рис. 19 и 20 могутъ служить иллюстраціей дальнѣйшаго развитія того же процесса, сопровождающагося еще большимъ усложненіемъ внѣшней конфигураціи элементовъ аппарата: появляются кольца, различныя петли, шары, отдѣльные клубочки или корзиночки, обнаруживающіе иногда сѣтчатое строеніе. Въ конечномъ результатѣ такого сліянія и анастомоза получаются уже настоящія связныя, сѣтчатыя образованія (рис. 21), столь характерныя для аппарата Гольджи и ничѣмъ по существу не отличающіяся отъ таковыхъ въ нервныхъ клѣткахъ млекопитающихъ. Должно замѣтить, что такія сложныя формы у изслѣдуемыхъ мной моллюсковъ хотя и болѣе рѣдки, но вовсе не представляются столь исключительными, какъ это отмѣчаетъ Вейгль (1910; 2); при чемъ количество нервныхъ клѣтокъ съ такого вида аппаратомъ у различныхъ индивидуумовъ весьма различно, даже при условіи совершенно одинаковой и одновременной обработки.

У меня имѣются обработанные осміевой кислотой препараты нервныхъ клѣтокъ моллюсковъ въ нѣкоторыхъ эмбріональныхъ стадіяхъ. Въ этихъ стадіяхъ элементы аппарата Гольджи, имѣющіе видъ тонкихъ, прямыхъ или слегка изогнутыхъ палочекъ бываютъ скучены, главнымъ образомъ, въ мѣстѣ отхожденія отъ клѣтки залагающагося или уже заложеннаго нервнаго отростка, гдѣ имѣется бо́льшее скопленіе протоплазмы, и рѣже и притомъ въ ничтожномъ количествѣ располагаются въ плазматическомъ ободкѣ, окружающемъ ядро. Вообще, на эмбріональныхъ стадіяхъ расположеніе этихъ элементовъ у моллюсковъ вполнѣ напоминаетъ распредѣленіе хондріоконтъ въ нервныхъ клѣткахъ (особенно униполярныхъ) на раннихъ стадіяхъ развитія куринаго зародыша, по указаніямъ Ховена (1910).

Болѣе подробно мной изучены нервныя клѣтки въ первые періоды послѣ вылупленія моллюсковъ изъ зародышеваго кокона. Въ нервной клѣткѣ двухнедѣльнаго моллюска, изображенной на рис. 27, описываемые мной элементы аппарата уже не скучены такъ возлѣ отходящаго отростка, какъ это имѣетъ мѣсто въ эмбріональныхъ

стадіяхъ, а распредѣлены болѣе равномѣрно по тѣлу клѣтки и ея отростку. То же самое представляется въ болѣе развитыхъ клѣткахъ 4-недѣльнаго моллюска (рис. 28), гдѣ уже намѣчается нѣкоторое усложненіе формъ аппарата Гольджи, но еще въ очень слабой степени. У такихъ очень молодыхъ животныхъ замѣтно болѣе периферическое расположеніе описываемыхъ элементовъ особенно въ нервномъ отросткѣ и въ такъ называемомъ „конусѣ".

Здѣсь надо сдѣлать существенную оговорку, именно, въ томъ отношеніи, что я до нѣкоторой степени условно дѣлаю свои сопоставленія между отдѣльными формами осміофильнаго вещества аппарата Гольджи въ различныхъ клѣткахъ, слѣдуя принципу сравнительнаго ихъ изученія. На самомъ дѣлѣ, конечно, циклъ ихъ естественнаго развитія для каждой данной клѣтки можетъ быть нѣсколько иной. Я имѣю въ виду лишь доказать, что описываемыя мною въ различныхъ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis* образованія, импрегнирующіяся осміевой кислотой при методахъ, примѣняемыхъ для изученія аппарата Гольджи, представляютъ собою элементы, соотвѣтствующіе другъ другу и до извѣстной степени, по крайней мѣрѣ, замѣняющіе одинъ другого.

Что касается отношенія аппарата Гольджи къ сферѣ центрозомы, то прежде всего я долженъ замѣтить, въ противоположность указаніямъ Пилата для клѣтокъ надпочечника ежа (1912), что внутри самой сферы я никогда аппарата не наблюдалъ; наоборотъ, онъ находится всегда за ея предѣлами. Въ однихъ случаяхъ элементы аппарата Гольджи болѣе равномѣрно распредѣлены по всей протоплазмѣ клѣтки и только въ окружности сферы обнаруживаютъ радіальное свое расположеніе (рис. 29), подобное тому, какое неоднократно описывалось авторами (Бенда, 1899; Мевесъ, 1909, и др.) для хондріозомъ; въ другихъ, — наоборотъ, они скучиваются на периферіи сферы и тѣмъ самымъ приближаются къ болѣе характерному для аппарата Гольджи расположенію. На рис. 30 представлены три отдѣльныхъ такихъ скопленія на периферіи сферы центрозомы, при чемъ можно убѣдиться, что элементы,

составляющіе эти скопленія, вполнѣ тождественны съ остальными, разсѣянными по всей протоплазмѣ. Иногда же аппаратъ Гольджи образуетъ замкнутый кругъ около всей сферы, и элементы его принимаютъ здѣсь болѣе тѣсныя и связныя взаимоотношенія (рис. 31). Интересно отмѣтить еще то обстоятельство, что въ ядерномъ углубленіи иногда наблюдается прекрасно выраженный типичный сѣтчатый аппаратъ, массивной и крайне сложной формы (рис. 32), при чемъ отдѣльныя части его мѣстами бываютъ соединены между собой тончайшими нитями. Аппаратъ Гольджи въ такомъ видѣ выполняетъ собою почти всю ядерную впадину, но сферы центрозомы здѣсь при этомъ не обнаруживается. Вообще, надо указать, что въ мѣстѣ обычнаго расположенія центрозомы, отмѣчаемомъ мною, какъ полярномъ пунктѣ клѣтокъ (см. выше), часто можно наблюдать болѣе обильное, чѣмъ въ остальной плазмѣ, распредѣленіе элементовъ аппарата Гольджи даже тогда, когда доказать присутствіе здѣсь сферы и центріолей не представляется возможнымъ (рис. 12, 23).

Образованіе гликогена и липохрома.

При обработкѣ осміевой кислотой въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis* нерѣдко замѣчаются довольно большія массы, не имѣющія какой либо вполнѣ правильной и постоянной формы. Массы эти иногда представляются тонко зернистыми и окрашиваются осміевой кислотой въ темносѣрый цвѣтъ (рис. 23—25, 29), въ другихъ же случаяхъ они являются гомогенными и окрашиваются тогда въ различные оттѣнки, начиная отъ слегка коричневатаго до самаго слабаго желтоватаго цвѣта (рис. 26). Эти образованія получаются также на препаратахъ, фиксированныхъ по Флеммингу, Альтману, Шампи, и окрашиваются многими основными красками и особенно Альтмановскимъ фуксиномъ. Естественнѣе всего было предположить, что это не что иное, какъ отложенія гликогена, которыя подробно описаны Эргардомъ (1911, 1912)

въ нервныхъ клѣткахъ *Piscicola* и *Helix pomatia.* Судя по его даннымъ, гликогенъ у *Helix pomatia* встрѣчается въ этихъ клѣткахъ въ видѣ довольно крупныхъ капель, вытянутыхъ въ длину тяжей, или въ видѣ мелкой зернистости, или даже просто въ формѣ диффузныхъ отложеній въ плазмѣ. Встрѣчается гликогенъ какъ въ тѣлѣ клѣтокъ, такъ и ихъ отростковъ, при чемъ иногда онъ находится въ очень большомъ количествѣ и можетъ заполнять собою значительную часть клѣточной плазмы. Предпринятое мною изученіе гликогена въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis* на матеріалѣ, фиксированномъ абсолютнымъ алкоголемъ, при примѣненіи іодныхъ реакцій по Дриссену (рис. 4 и 6) и спеціальнаго окрашиванія генціанъ-віолеттомъ по Любаршу (рис. 5), убѣдило меня въ полномъ соотвѣтствіи обнаруживаемыхъ этими методами отложеній гликогена съ окрашивающимися осміевой кислотой массами, о которыхъ я только что упоминалъ. Очевидно, осміева кислота является реактивомъ, способствующимъ сохранности гликогена (по крайней мѣрѣ, въ данныхъ клѣткахъ) даже при послѣдующей водной обработкѣ объекта, такъ какъ мнѣ удавалось на матеріалѣ, фиксированномъ сулемой съ осміевой кислотой (см. методы изслѣдованія), производить іодныя реакціи, при чемъ получается вполнѣ характерное окрашиваніе гликогена, какъ это представлено мной на рис. 6.

Такимъ образомъ, я имѣлъ возможность на своихъ препаратахъ, обработанныхъ по видоизмѣненному мной методу Копша, одновременно изучать и импрегнированные элементы аппарата Гольджи и отложенія гликогена; при этомъ для меня выяснилось несомнѣннымъ, что аппаратъ этотъ принимаетъ дѣятельное участіе въ самомъ образованіи гликогена, которое можетъ быть представлено въ общихъ чертахъ въ слѣдующемъ видѣ. Гликогенъ залагается всегда возлѣ элементовъ аппарата Гольджи, имѣющихъ видъ изогнутыхъ нитей, полузамкнутыхъ или совершенно замкнутыхъ кружковъ и петелекъ, вплотную прилегая къ нимъ и окружаясь ими въ большей или меньшей степени (рис. 23). По мѣрѣ увеличенія отдѣль-

ныхъ отложеній гликогена, массивность прилегающихъ къ нимъ элементовъ аппарата постепенно уменьшается; эти послѣдніе какъ бы таютъ на поверхности отлагаемаго гликогена и, въ концѣ концовъ, исчезаютъ совершенно. На ряду съ такимъ исчезновеніемъ отдѣльныхъ элементовъ аппарата Гольджи, въ толщѣ самыхъ гликогеновыхъ отложеній можно наблюдать появленіе характерныхъ капельно-шаровидныхъ гранулъ липохрома; сначала этихъ гранулъ появляется 1—2, а потомъ нѣсколько больше. Процессъ образованія гликогена въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ мнѣ удавалось наблюдать неоднократно, и всегда онъ протекаетъ здѣсь въ однихъ и тѣхъ же опредѣленныхъ формахъ. Только въ однихъ случаяхъ процессъ этотъ не распространяется по всей клѣткѣ, а совершается частично, то въ одномъ, то въ другомъ клѣточномъ участкѣ; по мѣрѣ отложенія гликогена, элементовъ аппарата Гольджи уже не обнаруживается въ данномъ клѣточномъ участкѣ (напр., слѣва и вверху справа на рис. 29) или ихъ остается очень мало. Иногда же удается находить такія клѣтки, гдѣ образованіе гликогена происходитъ по всей ихъ территоріи, при чемъ у периферіи процессъ этотъ обычно начинается нѣсколько раньше, вслѣдствіе чего является возможность наблюдать различныя стадіи этого процесса одновременно на одной клѣткѣ. Мой рис. 23 представляетъ какъ разъ такой случай. Здѣсь можно прослѣдить, что отложенія гликогена сначала появляются у вогнутой, поверхности элементовъ аппарата Гольджи, иногда окружаясь ими совершенно. Сами же элементы аппарата начинаютъ понемногу уменьшаться и постепенно исчезаютъ, а на мѣсто ихъ выступаютъ гранулы липохрома, которыя сначала залагаются въ толщѣ гликогеновыхъ отложеній, а впослѣдствіи выдѣляются на ихъ поверхность.

Интересно, что при обработкѣ осміевой кислотой характерный мелкозернистый видъ, принимаетъ, главнымъ образомъ, только вновь образующійся гликогенъ, болѣе же давнія его отложенія дѣлаются вполнѣ гомогенными и пріобрѣтаютъ коричневатую или слабую желтоватую окраску. Эта гомогенизація гликогена всегда сопровож-

дается болѣе усиленнымъ выдѣленіемъ липохрома, какъ это можно видѣть на рис. 24 и 25. Данный процессъ можно представлять себѣ такимъ образомъ, что при образованіи гликогена осміофильное вещество аппарата Гольджи распадается и часть его липоидной субстанціи въ видѣ чрезвычайно мелкой зернистости распредѣляется въ толщѣ образующагося углевода; впослѣдствіи на счетъ этой зернистости происходитъ новый липоидъ—липохромъ, по мѣрѣ выдѣленія котораго самый гликогенъ принимаетъ все болѣе и болѣе гомогенный видъ. Въ періодъ, слѣдующій за такимъ усиленнымъ накопленіемъ гликогена, описываемыхъ мной элементовъ аппарата часто вовсе не наблюдается въ клѣткахъ (рис. 24, 25); тогда какъ нѣсколько позднѣе они снова становятся замѣтными въ нихъ въ значительномъ количествѣ и располагаются въ плазматическихъ прослойкахъ между глыбками гликогена (рис. 26), но уже не имѣютъ столь близкихъ отношеній къ гликогену, какъ при процессѣ образованія этого углевода, въ чемъ легко убѣдиться, сравнивая между собою 23 и 26 рисунки. Этотъ процессъ образованія гликогена въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea* и *Planorbis* является сходнымъ въ главныхъ своихъ чертахъ съ образованіемъ крахмала въ растительныхъ клѣткахъ при участіи хондріозомъ, какъ это доказывается многочисленными работами Гильермона, и особенно Пенса (1912), гдѣ изображаемые этимъ авторомъ митохондріальные элементы по своей внѣшности и отношенію къ продуцируемому ими веществу въ нѣкоторыхъ случаяхъ весьма сходны съ изображаемыми мной элементами аппарата Гольджи.

Что же касается липохрома, то помимо попутнаго, такъ сказать, выдѣленія его при отложеніи гликогена, въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ существуетъ и другой процессъ его образованія, результатомъ котораго являются часто чрезвычайно обильныя накопленія въ клѣткахъ даннаго пигмента. Процессъ этотъ состоитъ въ томъ, что элементы аппарата, палочковидной или нитевидной формы, принимаютъ сначала слегка зернистый видъ, затѣмъ этотъ зернистый составъ ихъ становится болѣе явственнымъ, и,

въ концѣ концовъ, они, частью или полностью, распадаются на ряды зернышекъ, которыя нѣсколько набухаютъ и увеличиваются, принимаютъ видъ шаровидныхъ гранулъ (рис. 22); гранулы эти менѣе интенсивно окрашиваются осміевой кислотой и дѣлаются вполнѣ сходными съ ранѣе сформированными, характерными по своему виду, капельно-шаровидными гранулами липохрома. Конечно, непосредственное превращеніе описываемыхъ мною элементовъ аппарата Гольджи въ гранулы липохрома можетъ быть до нѣкоторой степени еще спорнымъ, но во всякомъ случаѣ можно сказать, что участіе его элементовъ въ образованіи липохрома настолько же доказуемо, какъ и участіе хондріозомъ железистыхъ клѣтокъ въ образованіи секрета. Каудри въ своей послѣдней работѣ (1914) надъ митохондріями въ нервныхъ клѣткахъ спинномозговыхъ узловъ у позвоночныхъ допускаетъ образованіе въ этихъ клѣткахъ липохрома на счетъ хондріозомъ на томъ основаніи, что, по мѣрѣ отложенія этого пигмента, общее количество хондріозомъ въ клѣткахъ замѣтно уменьшается Я могу въ одинаковой степени высказать то же самое и относительно тѣхъ элементовъ въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ, которые всѣми авторами описывались до сихъ поръ за аппаратъ Гольджи.

Взаимоотношенія между аппаратомъ Гольджи и хондріомомъ.

Мною раньше уже было указано, что методъ импрегнаціи осміевой кислотой, который я главнымъ образомъ примѣнялъ при изученіи своего объекта, является общимъ для аппарата Гольджи и для хондріома. Правда, не такъ давно еще считали, что митохондріи не импрегнируются осміевой кислотой. Въ этомъ отношеніи интересно привести замѣчаніе Рего (1909), что, хотя міэлинъ нервныхъ волоконъ окрашивается по его методу сходно съ хондріозомами, но идентичность красочныхъ реакцій вещества этихъ образованій неполная, такъ какъ міэлинъ окрашивается осміевой кислотой въ черный цвѣтъ, а хондріозомы

нѣтъ. Я долженъ сказать, что при извѣстной обработкѣ хондріозомы, наоборотъ, красятся осміевой кислотой болѣе интенсивно, чѣмъ міэлинъ и многіе другіе липоиды (напр., липохромъ), такъ какъ міэлинъ темнѣетъ отъ осміевой кислоты, главнымъ образомъ, при первоначальномъ фиксированіи объекта и дальнѣйшей импрегнаціи почти не подвергается, оставаясь часто очень слабо окрашеннымъ, особенно въ глубинѣ тканей, въ желтовато-оливковый или сѣрый цвѣтъ. А что осміева кислота можетъ импрегнировать подлинно митохондріальные элементы, я имѣлъ возможность убѣдиться на очень многихъ клѣточныхъ формахъ высшихъ животныхъ. Да на этотъ счетъ имѣются указанія и въ литературѣ: напр., по методу Шёваля описывали митохондріи въ половыхъ клѣткахъ Ванъ-Дурмъ (1907), Поповъ (1906—1907), Форэ-Фремье (1909—1910) и др. М. и У. Льюисъ (1915), изслѣдуя митохондріи въ клѣткахъ растущихъ въ культурѣ тканей, непосредственно наблюдали потемнѣніе хондріозомъ отъ дѣйствія паровъ осміевой кислоты. Отсюда слѣдуетъ, что фактъ окрашиванія осміевой кислотой самъ по себѣ не можетъ служить критеріемъ для разграниченія элементовъ аппарата Гольджи отъ элементовъ хондріома, а даже, наоборотъ, можетъ указывать на общность нѣкоторыхъ ихъ микрохимическихъ реакцій. Заслуживаетъ здѣсь большого вниманія еще и то обстоятельство, что описываемыя мною въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ образованія, считаемыя авторами за аппаратъ Гольджи, я получалъ и при митохондріальныхъ методахъ обработки, напр., при окрашиваніи по Бенда, и особенно Альтмановскимъ фуксиномъ по Кулю, такъ что и съ методической стороны, на основаніи примѣняемыхъ красочныхъ реакцій, сходство съ хондріозомами осміофильныхъ элементовъ въ этихъ клѣткахъ весьма значительно.

Возникаетъ вопросъ: къ чему же, собственно, надо отнести наблюдаемыя въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ осмирующіеся элементы—къ аппарату ли Гольджи или къ хондріому? Вопросъ этотъ тѣсно связанъ съ часто дебатируемымъ въ наукѣ вопросомъ объ отношеніи между аппаратомъ Гольджи и хондріомомъ вообще.

За послѣднее время, благодаря наблюденіямъ Перрончито (1911), работамъ школы Нусбаума, обобщеннымъ въ недавнемъ его рефератѣ (1913), изслѣдованіямъ Каудри (1913) и особенно Рамонъ-Кахаля (1915), въ наукѣ все болѣе утверждается тотъ взглядъ, что сѣтчатый аппаратъ Гольджи и хондріомъ, по своимъ морфологическимъ, химическимъ, топографическимъ и функціональнымъ свойствамъ представляютъ собою совершенно различныя другъ отъ друга образованія, постоянно и независимо одно отъ другого существующія въ клѣткахъ. Но эти выставляемыя положенія врядъ ли, какъ мнѣ кажется, могутъ быть вполнѣ категоричными. Морфологическія и топографическія различія между аппаратомъ Гольджи и хондріомомъ безспорны только въ томъ случаѣ, когда аппаратъ этотъ выраженъ въ своей характерной и типичной формѣ. Но различія эти въ значительной мѣрѣ утрачиваются въ тѣхъ случаяхъ, когда аппаратъ Гольджи бываетъ представленъ отдѣльными разрозненными элементами, которые Перрончито (1911) назвалъ диктіозомами. Перрончито (1911) самому не всегда удавалось различать другъ отъ друга диктіозомы отъ хондріозомъ и приходилось иногда отмѣчать ихъ вопросительнымъ знакомъ. Фактъ существованія переходныхъ формъ между аппаратомъ Гольджи и хондріомомъ долженъ былъ признать также и Вейгль (1912) въ половыхъ клѣткахъ моллюсковъ.

Что касается химическаго состава этихъ образованій, то для хондріома онъ опредѣляется, по новѣйшимъ изслѣдованіямъ (Рего, Поликаръ, Форэ-Фремье, Майеръ, Шафферъ и др.), состоящимъ изъ двухъ различныхъ веществъ—бѣлковой и липоидной, близкой къ лецитину, субстанцій. Изъ тѣхъ же химическихъ элементовъ опредѣляютъ составъ вещества аппарата Гольджи Вейгль и Рамонъ-Кахаль. Конечно, нѣкоторое химическое и физическое различіе [1]) между обоими этими образованіями

[1]) Понятно само собой, что вопросъ ставится не объ абсолютныхъ сходствѣ или различіи аппарата Гольджи и хондріома, а только объ относительныхъ сходныхъ или различныхъ ихъ свойствахъ.

существуетъ (напр., хотя бы въ отношеніи ихъ къ извѣстнымъ методамъ обработки), но вполнѣ принципіальнаго характера эта разница, во всякомъ случаѣ, не имѣетъ, особенно если принять во вниманіе, что и хондріомъ и аппаратъ Гольджи, въ различныхъ клѣткахъ и при различныхъ функціональныхъ ихъ состояніяхъ, сами по себѣ не представляютъ полнаго постоянства въ своихъ химическихъ и физическихъ свойствахъ. Дѣйствительно, методомъ Гольджи (съ мышьяковистой кислотой) для ретикулярнаго аппарата окрашиваются и митохондріи (Перончито, 1911; Дейнека, 1914), методами импрегнированія осміевой кислотой—тоже. При фиксированіи объектовъ жидкостями, имѣющими спеціальное примѣненіе въ митохондріальной техникѣ, аппаратъ Гольджи прекрасно сохраняется, въ чемъ я имѣлъ возможность неоднократно убѣждаться. Единственно, что можно здѣсь указать, это отрицательное отношеніе вещества аппарата Гольджи къ митохондріальнымъ окраскамъ, но и это различіе не вполнѣ постоянно, такъ какъ Комесу (1909), напр., удавалось окрашивать въ хрящевыхъ клѣткахъ сѣтчатый аппаратъ по методу Бенда; Балловицъ (1900) окрашивалъ описываемый имъ центроформій желѣзнымъ гематоксилиномъ. Можно привести и много другихъ подобныхъ указаній. Въ отношеніи нервныхъ клѣтокъ *Limnaea* и *Planorbis* это химическое различіе между элементами аппарата Гольджи и хондріомомъ также значительно утрачивается, такъ какъ импрегнирующіеся здѣсь осміевой кислотой элементы окрашиваются митохондріальными методами по Бенда, особенно же по Альтману и Кулю; при чемъ какихъ либо новыхъ элементовъ, по сравненію съ тѣми, что получаются при примѣненіи метода осмированія, съ помощью митохондріальныхъ методовъ мнѣ получать не приходилось.

При изученіи своего матеріала, обработаннаго, съ одной стороны, осміевой кислотой, а съ другой—митохондріальными методами, я пришелъ къ тому убѣжденію, что элементы въ нервныхъ клѣткахъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, описываемые за аппаратъ Гольджи, во многихъ случаяхъ обладаютъ всѣми признаками хон-

дріома въ отношеніи формы, расположенія, функціи (образованіе гликогена и липохрома) и отношенія къ окрашивающимъ веществамъ. Правда, въ различныхъ нервныхъ клѣткахъ указанныхъ моллюсковъ, элементы эти не всегда одинаковы, и ихъ можно раздѣлить на три группы:

1. Довольно массивные элементы рѣзко импрегнирующіеся осміевой кислотой и менѣе отчетливо красящіеся митохондріальными красками (рис. 18—21); они располагаются только въ тѣлѣ клѣтокъ (не заходя въ отростки), имѣютъ форму кружковъ, петелекъ, массивныхъ извитыхъ нитей, корзиночекъ и клубочковъ, могутъ сливаться другъ съ другомъ и образовывать иногда связныя сѣтчатыя формы. Образованія эти нужно считать за подлинный аппаратъ Гольджи. Встрѣчаются они въ нервныхъ клѣткахъ у *Limnaea* и *Planorbis* сравнительно рѣже, при чемъ количество клѣтокъ имѣющихъ такой формы аппаратъ у разныхъ индивидуумовъ не одинаково.

2. Элементы, имѣющіе форму длинныхъ тонкихъ, часто анастомозирующихъ или развѣтвляющихся нитей, то гладкихъ, то слегка зернистыхъ, протягивающихся какъ по тѣлу клѣтокъ, такъ и ихъ отростковъ (рис. 14, 15). Элементы эти нужно считать подлинными митохондріальными образованіями. Встрѣчаются они чаще въ менѣе крупныхъ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ.

3. Элементы, имѣющіе видъ или короткихъ палочекъ, граничащихъ иногда съ гранулярной формой, или же болѣе длинныхъ палочекъ и нитей, то прямыхъ, то изогнутыхъ различнымъ образомъ (рис. 7—13, 17). Они располагаются не только въ самыхъ клѣткахъ, но могутъ заходить и въ ихъ отростки (рис. 10), легко окрашиваются осміевой кислотой и митохондріальными красками и являются наиболѣе распространенными въ нервныхъ клѣткахъ моллюсковъ. Эти элементы я считаю за промежуточныя, индифферентныя формы, которыя въ одинаковой степени можно относить и къ хондріому и къ элементамъ аппарата Гольджи.

Понятно, всѣ эти формы не представляютъ чего либо рѣзко разграниченнаго другъ отъ друга и могутъ быть связаны между собой всевозможными переходами, иногда

даже въ предѣлахъ одной и той же клѣтки; но въ большинствѣ случаевъ, въ каждой данной клѣткѣ въ извѣстный моментъ преобладаютъ элементы какой-либо одной болѣе опредѣленной формы.

На основаніи своего изученія нервныхъ клѣтокъ *Limnaea stagnalis* и *Planorbis corneus*, по вопросу о взаимоотношеніяхъ между аппаратомъ Гольджи и хондріомомъ я могу высказать:

1) что аппаратъ Гольджи и хондріомъ, по крайней мѣрѣ въ этомъ объектѣ, образованія чрезвычайно между собой близкія, переходящія другъ въ друга или образующіяся одно на счетъ другого;

2) что существуютъ такія промежуточныя, индифферентныя формы этихъ образованій, которыя имѣютъ общую внѣшность, одинаковое расположеніе въ клѣткахъ, одинаковыя реакціи по отношенію къ окрашивающимъ веществамъ и одинаковое функціональное значеніе въ отношеніи участія ихъ въ образованіи секрета (въ данномъ случаѣ—гликогена и липохрома).

Насколько справедливо первое положеніе, покажетъ дальнѣйшее изученіе вопроса; фактъ же присутствія въ извѣстныхъ нервныхъ клѣткахъ данныхъ моллюсковъ такихъ плазматическихъ элементовъ, которые являются общими и для хондріома и для аппарата Гольджи (если признавать ихъ, какъ постоянныя клѣточныя образованія), — я могу констатировать.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XXII—XXIV.

Всѣ рисунки сдѣланы съ помощью рисовальнаго аппарата Цейса при увеличеніи: объективъ Рейхерта—$^1/_{12}$ imm., комп. ок. 8, длина трубы микроскопа—160 mm.

Таблица XXII.

Рис. 1. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Абсолютный алкоголь съ азотной кислотой. Окраска желѣзнымъ гематоксилиномъ и фуксиномъ.—Множественныя центріоли и сфера. Въ протоплазмѣ много вакуолъ, вслѣдствіе растворенія отложеній гликогена, липоидныхъ и т. п. образованій.

Рис. 2. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Обработка та же.—Одиночная центріоль, окруженная слегка слоистой сферой.

Рис. 3. Нервная клѣтка *Limnaea stagnalis*. Абсолютный алкоголь съ уксусной кислотой. Окраска смѣсью метиленовой сини съ эозиномъ.—Внутренній, медуллярный слой сферы — базофильный; наружный, кортикальный слой — оксифильный. Въ медуллярномъ слоѣ — 2 центріоли. Замѣтно нѣкоторое радіальное по отношенію къ сферѣ расположеніе плазматическихъ элементовъ. Видны канальцы съ отростками трофоцитовъ.

Рис. 4. Нервная клѣтка *Limnaea stagnalis*. Абсолютный алкоголь. Борный карминъ. Іодъ-карболъ-ксилолъ по Дриссену.—Іодомъ окрашены отложенія гликогена.

Рис. 5. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Абсолютный алкоголь. Борный карминъ.—Отложенія гликогена окрашены генціанъ-віолеттомъ по Любаршу.

Рис. 6. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Сулема съ осміевой и уксусной кислотой. Іодъ-карболъ-ксилолъ по Дриссену.—Іодомъ окрашены отложенія гликогена.

Таблица XXIII.

На рис. 7—26 представлены нервныя клѣтки *Planorbis corneus*. Фиксація смѣсью Мевеса. Импрегнація 2% OsO_4 при t° 33—35° въ теченіе 4-хъ дней.

Рис. 7—12, 17. Въ клѣткахъ импрегнированы OsO_4 элементы аппарата Гольджи, имѣющіе общіе признаки съ хондріомомъ. На рис. 7, 8, 12 видно скучиваніе этихъ элементовъ около ядерной впадины. Гранулы липохрома на препаратахъ окрашены въ темно-оливковый оттѣнокъ и только въ мѣстахъ своего массоваго скопленія (рис. 7, 10) онѣ имѣютъ болѣе черный цвѣтъ. Въ ядрахъ клѣтокъ со стороны впадины замѣтна складчатость ядерной оболочки (сравнить рис. 29, 30, 32, табл. XXIV).

Рис. 13—16. Въ клѣткахъ импрегнированы OsO_4 митохондріальныя образованія.

Рис. 18—21. Въ клѣткахъ импрегнированы OsO_4 различныя формы аппарата Гольджи. Рис. 21 представляетъ тангенціальный къ поверхности разрѣзъ клѣтки, въ который ядро не попало.

Рис. 22. Образованіе липохрома путемъ распаденія элементовъ аппарата Гольджи на зерна, превращающіяся въ гранулы жирнаго пигмента.

Рис. 23. Образованіе гликогена внутри элементовъ аппарата Гольджи, имѣющихъ форму полуколецъ, колецъ, кружковъ и т. п. Гликогенъ представленъ мелкозернистыми массами сѣраго цвѣта. Въ периферическихъ массахъ гликогена замѣтно появленіе гранулъ липохрома.

Рис. 24. Дальнѣйшая стадія накопленія гликогена въ клѣткѣ. Элементовъ аппарата Гольджи не обнаруживается. Отложенія гликогена — въ видѣ мелкозернистыхъ массъ сѣраго цвѣта. Замѣтно выдѣленіе гранулъ липохрома.

Рис. 25. Гомогенизація гликогеновыхъ отложеній по мѣрѣ выдѣленія гранулъ липохрома. Элементовъ аппарата здѣсь не обнаруживается.

Рис. 26. Между гомогенными отложеніями гликогена снова выступаютъ элементы аппарата Гольджи.

Рис. 27. Нервная клѣтка 2-хъ недѣльнаго *Limnaea stagnalis*. Фиксація смѣсью Альтмана. Импрегнація 2% OsO_4 при t° 33—35°. Въ клѣткѣ—элементы аппарата Гольджи.

Рис. 28. Нервная клѣтка 4-хъ недѣльнаго *Limnaea stagnalis*. Фиксація видоизмѣненной смѣсью Германа. Импрегнація 2% OsO_4 въ теченіе 4-хъ дней при t° 33—35°. Въ клѣткѣ — элементы аппарата Гольджи.

Таблица XXIV.

Рис. 29. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Фиксація смѣсью Мевеса. Импрегнація OsO_4 при t^0 33—35° въ теченіе 4-хъ дней.—Медуллярный слой сферы съ зернистостью, окрашенной OsO_4; кортикальный слой сферы—свѣтлый. Замѣтно радіальное расположеніе элементовъ аппарата Гольджи въ окружности сферы. Въ периферической части клѣтки, справа и слѣва,—отложенія гликогена мелкозернистаго вида. Видны проникающіе съ периферіи въ глубь клѣтки трофоспонгіальные отростки. Между сферой и периферіей клѣтки — скопленіе липохрома.

Рис. 30. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Обработка по методу Шёваля. Дополнительная окраска желѣзнымъ гематоксилиномъ.—Въ центрѣ ядерной впадины 2 центріоли въ двуслойной сферѣ. На границѣ сферы—три отдѣльныхъ скопленія элементовъ аппарата Гольджи.

Рис. 31. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Фиксація видоизмѣненной смѣсью Германа. Импрегнація 1% OsO_4 при t^0 33—35° въ теченіе 4-хъ дней.—Вокругъ сферы—замкнутый кругъ изъ элементовъ аппарата Гольджи. Отдѣльные его элементы разсѣяны по всей протоплазмѣ.

Рис. 32. Нервная клѣтка *Planorbis corneus*. Фиксація смѣсью Мевеса. Импрегнація OsO_4 при t^0 33—35° въ теченіе 4-хъ дней.—Сѣтчатый аппаратъ Гольджи, заполняющій ядерную впадину. Отдѣльные его элементы разсѣяны по всей протоплазмѣ. Сферы центрозомы не обнаруживается.

ЛИТЕРАТУРА.

Апати, С. (Apathy, S.). 1897. Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. XII.

Балловицъ, Е. (Ballowitz, E.). 1900. 1. Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner grossen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 56.

— 1900. 2. Über Kern-Arrosion und Kernfensterung unter dem Einflusse der Zellsphäre. Virchov's Archiv. Bd. 160.

Бенда (Benda, C.). 1899. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. Phys. Ges. Berlin.

Ванъ-Бенеденъ, Е. (Van Beneden, E.). 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. de Biologie T. IV.

Бергенъ, Фр. (Bergen, Fr.). 1904. Zur Kenntnis gewissen Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälchen", „Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 64.

Буссака, А. (Bussaca, A.). 1913. L'apparato mitochondriale nelle cellule nervose adulte. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.

Бюлеръ, А. (Buehler, A.). 1895. Protoplasmastruktur in Vorderhirnzellen der Eidechse. Verhandl. d. Phys.-med. Geselsch. zu Würzburg. Bd. 29. F. 4.

— 1898. Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Ibid. Bd. 31.

Бялковская, В., и Куликовская, С. (Bialkowska, W., u. Kulikowska, Z.). 1911. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat den Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. An. Anz. Bd. XXXVIII.

— 1912. Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. Bullet. internat. de l'Acad. d. Sciences de Cracovie. Classe des Sc. math. et nat. Série B.

Вейгль, Р. (Weigl. R.). 1910. 1. f. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bull. intern. de l'Acad. d. Scienc. de Cracovie. Classe d. Sc. math. et. nat. Série B.

Вейгль, P. (Weigl R.). 1910. 2. Zur Kenntnis des Golgi-Kopsch'schen Apparat in Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verh. d. VIII Internat. Zoologen-Kongresses zu Graz. 1910.

— 1912. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. internat. d. l'Acad. d. Scienc. de Cracovie. Classe d. Sc. math. et nat. Série B.

Гамакеръ, I. (Hamaker, I.). 1898. The nervous system of *Nereis virens* Sars. Bull. of the Museum. of Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 32.

Гейденгайнъ, M. (Heidenhain, M.). 1894. Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

— 1911. Plasma und Zelle. Abth. 2, Jena.

Гольдшмидтъ, P. (Goldschmidt, R.). 1908—1910. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. T. 1. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XC. 1908.—T. III. Festschr. R. Hertwigs. Bd. II Jena. 1910.

Гольмгренъ, E. (Holmgren, E.). 1899. Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. An. Hefte. Bd. XII. Abth. I.

Дейнека, Д. 1912. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel—und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. An. Anz. Bd. 41.

— 1914. Beobachtungen über die Entwickelung des Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode. An. Anz. Bd. 46.

Делеръ, A. (Dehler, A.). 1895. Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympatischen Ganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Ванъ-Дурмъ, M. (Van Durme, M.). 1907. Les mitochondries et la méthode de Sjövall dans l'oogénèse des oiseaux. Ann. de la Société de med. de Gand. T. 87.

Зольгеръ (Solger). 1897. Über die Struktur der Ganglienzellen, besonders derjenigen des elektrischen Lappens von Torpedo. Sitz.-bericht. d. med. Vereins in Greifswald.

Каудри (Cowdry, E. V.). 1913. The relations of mitochondria and other cytoplasmic constituents in spinal ganglion cells of the pigeon. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XXIX.

— 1914. The comparative distribution of mitochondria in spinal ganglion cells of Vertebrates. Americ. Journ. of Anat. Vol. 17.

Макъ-Клюръ (Mc Clure, Ch. F.). 1897. The finer structure of the nerve cells of Intervertebrates. I. Gastropoda. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. d. Tiere. Bd. XI.

Кольстеръ, P. (Kolster, R.). 1900. Über das Vorkommen von Centralkörpern in den Nervenzellen von *Gottus scorpius*. An. Anz. Bd. 17.

1901. Über Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. An. Hefte. Bd. 16. Abth. I.

Комесъ, C. (Comes, S.). 1909. Sulla natura mitochondriale dello „apparato reticolare" delle cellule cartilaginee. Boll. d. Accad. Gioenia di Sc. natur. in Catania. Ser. 2; fasc. 6.

Лежандръ, P. (Legendre, R.). 1908—1909. Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse. La cellule nerveuse *d'Helix pomatia*. Arch. d'Anat. micr. T. X.

Ленгоссекъ, M. (Lenhossék, M.). 1895. Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Льюисъ, M. (Lewis, M.). 1896. Centrosome and sphere in certain of the nerve cells of an Invertebrate. An. Anz. Bd. 12.

— и У., (Lewis, M. and W.) 1915. Mitochondria in tissue cultures. Americ. Journ. of Anat. Vol. 17.

Максимовъ, A. 1915. Основы гистологии. Ч. II. Ученіе о тканяхъ. Петроградъ.

Маркора, Ф. (Marcora, F.). 1910. Sulle alterazioni dell apparato reticolare interno nelle cellule nervose motrici consecutive a lesion dei nervi. Arch. Ital. de Biologie. Vol. 53.

Мевесъ, Фр. (Meves, Fr.) 1909. Demonstration von Chondriokonten in Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Osteoblasten und Knochenzellen des Hühnerembryo. Verh. Anat. Geselsch. Giessen.

Менсонъ (Munson, I. P.). 1910. Organisation and Polarity of Protoplasm. Verh. d. VIII internat. Zoologen-Kongresses zu Graz. 1910.

— 1912. A comparative study of the structure and origin of the yolk nucleus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8. 1912.

Монти, Рина (Monti, Rina). 1914. L'apparato reticolare interno di Golgi nelle cellule nervose dei crostacei. Rendic. R. Accad. Lincei. Vol. 23.

Нажотъ (Nageotte, I.). 1909. Mitochondries du tissu nerveux. C. R. Soc. Biol. T. LXVI.

Нусбаумъ, I. (Nusbaum, I.). 1913. Über den sogenannten inneren Golgi'schen Netzapparat und sein Verhältnis zu Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Arch. f. Zellforsch. Bd. X.

Пенса, A. (Pensa, A.). 1912. Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitochondri, cloroplasti). Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

Перрончито, A. (Perroncito, A.). 1910. Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatique. Le phénomène de la dictyokinèse Arch. Ital. d. Biologie. T. 54.

Пилатъ, М. 1912. Der „intracellulare Neztapparat“ in den Epithelzellen der Nebenniere vom Igel *(Erinaceus europaeus)*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80.

Полющинскій, Г. (Poluszyński, G.). 1911. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie. Série B.

Поповъ, М. 1906. Zur Frage der Homologiesierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (=Mitochondria etc.) der Geschlechtszellen. An. Anz. Bd. XXIX.

— 1907. Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Рамонъ-Кахаль, С. (Ramon y Cajal, S.). 1915. Algunas variaciones fisiológicas y patológicas del apparato reticular de Golgi. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas de la Univers. de Madrid. T. XII. Fasc. 2.

Рандъ (Rand, H.). 1901. The regeneration nervous sysmem of Lumbricide and the centrosome of the nerve cells. Bull. of. the Museum comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 37.

Перо, Кл. (Regaud, Cl.). 1909. Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségregation) dans les cellules sérozymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Comp. rend. Assoc. Anat. Nancy.

Родэ, Е. (Rhode, E.). 1903. Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 75.

— 1904. Untersuchungen über den Bau der Zelle. III. Ibid. Bd. 76.

Смирновъ, А. 1907. Über die Mitochondrien und de Golgi'schen Bildungen analoge Structuren in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte. Abth. I. Bd. 32.

Ванъ-деръ-Стрихтъ, Н. (Van der Stricht, N.). 1906. La sphère attractive dans les cellules nerveuses des mammifères. Bull. de l'Acad. royal de Med.

Студничка, Ф. К. (Studnička, F. K.). 1900. Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. I. Ein neue Befund von Centrosomen; die intracelluläzen Kanälchen. Sith.-Bericht. d. K. Böhm. Geselsch. d. Wiss. math.-nat. Klasse. Prag.

Форэ-Фремье (Fauré-Frémiet). 1909—1910. Etude sur les mitochondries des Protozaires et des cellules sexuelles. Ach. d'Anat. micr. T. 11.

Фуксъ, Г. (Fuchs, H.). 1902. Über die Spinalgangliezellen und Vorderhornganglienzellen einiger Säuger. An. Hefte. Bd. 21.

Хатай (Hatai, Sh.). 1901. On the presence of the Centrosome in certain Nerve Cells etc. Journ. of comp. Neurol. Vol. XI.

Ховенъ (Hoven, H.) 1910. Sur l'histogénèse du système nerveux périphérique chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. Arch. d. Biologie. T. XXV.

Шаффферъ (Schaffer, J.). 1896. Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien und Knorpelzellen. Sitz.-ber. d. k. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Classe. Bd. 105. Abth. III. Wien.

Шёваль, Е. (Sjövall, E.). 1906. Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. An. Hefte. Abth. I. Bd. 30.

Широкогоровъ. 1913. Die Mitochondrien in der erwachsenen Nervenzellen des Zentralnervensystems. An. Anz. Bd. 43.

Эргардъ, Г. (Erhard, H.). 1911. Glykogen in Nervenzellen. Biol. Centralbl. Bd. XXXI.

— 1912. Studien über Nervenzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

Изслѣдованія объ эволюціи низшихъ позвоночныхъ.

II. Организація ближайшихъ предковъ современныхъ позвоночныхъ.

А. Н. Сѣверцова,

Профессора Московскаго Университета.

Съ 20-ю рис. въ текстѣ.

(Продолженіе [1]).

Въ первой части этой работы мы на основаніи анатомическихъ и эмбріологическихъ данныхъ разобрали морфологическое значеніе частей скелета и мускулатуры головы циклостомъ, при чемъ пришли къ результатамъ въ значительной степени отличающимся отъ общепринятыхъ мнѣній. Эти заключенія бросаютъ нѣкоторый свѣтъ на систематическое положеніе и на филогенетическую эволюцію циклостомъ: на основаніи полученныхъ нами результатовъ мы можемъ сказать, что такъ называемыя круглоротыя (циклостомы) являются дожившими до нашего времени представителями весьма древней и весьма примитивной группы позвоночныхъ животныхъ.

Во второй части нашей работы намъ предстоитъ разобрать теоретическое значеніе достигнутыхъ нами результатовъ и сопоставить полученные нами выводы съ заключеніями, которыя можно сдѣлать на основаніи сравнительнаго изученія другихъ системъ органовъ циклостомъ и гнатостомъ. На основаніи такого сопоставленія мы попытаемся возстановить организацію общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, т. е. другими сло-

[1]) „Русскій Архивъ Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи". Томъ I, выпускъ I. 1916.

вами организацію тѣхъ вымершихъ первичныхъ черепныхъ позвоночныхъ, отъ которыхъ произошли всѣ современныя извѣстныя намъ формы. Этихъ общихъ предковъ позвоночныхъ мы для краткости будемъ обозначать терминомъ „протокраніаты“ (Protocraniata). Такимъ образомъ, мы видимъ, что наше изслѣдованіе привело насъ къ вопросу о происхожденіи позвоночныхъ, т. е. къ самому сложному и запутанному вопросу морфологіи позвоночныхъ животныхъ. Я въ полной мѣрѣ сознаю, что попытка разрѣшить этотъ вопросъ представляетъ весьма большія трудности и что въ рѣшеніе его по необходимости входитъ элементъ гипотезы. Поэтому я съ большой осторожностью и недовѣріемъ относился къ собственнымъ выводамъ и заключеніямъ и провѣрялъ ихъ всѣми доступными мнѣ способами.

Но именно выводы, полученные на основаніи сравнительнаго изученія многихъ системъ органовъ какъ циклостомъ, такъ и низшихъ гнатостомъ[1]) заставляютъ меня думать, что при своемъ рѣшеніи вопроса о происхожденіи позвоночныхъ и объ организаціи ихъ ближайшихъ предковъ я стою на вѣрномъ пути: дѣло въ томъ, что результаты, полученные на основаніи сравнительно-анатомическаго и сравнительно-эмбріологическаго изслѣдованія весьма различныхъ системъ органовъ какъ циклостомъ, такъ и гнатостомъ, подтверждаютъ другъ друга, и эти совпаденія результатовъ и заставляютъ меня думать, что полученные мной выводы, несмотря на то, что они до извѣстной степени гипотетичны, соотвѣтствуютъ дѣйствительности. Нашъ разборъ мы начнемъ съ осевого черепа, развитіе котораго изслѣдовано нами въ спеціальной части этой работы.

Черепъ и позвоночникъ.

Сравненіе развитія осевого черепа миноги и рыбъ показываетъ намъ, что у циклостомъ мы имѣемъ дѣло съ очень примитивнымъ типомъ развитія черепа, значительно

[1]) Гнатостомамъ посвященъ цѣлый рядъ моихъ частью опубликованныхъ, а частью еще неизданныхъ изслѣдованій.

болѣе низкимъ, чѣмъ тѣ типы развитія, съ которыми намъ приходится встрѣчаться у гнатостомъ. Мы пришли къ заключенію, что у циклостомъ первыя закладки осевого черепа представлены двумя парами парахордальныхъ хрящей (рис. 1), а именно задними (P. ch. p.) и передними (P. ch. a.) парахордаліями; послѣднія обозначались авторами какъ trabeculae cranii. Эти парахордальные хрящи развиваются на счетъ сомитовъ головы: переднія парахордаліи образованы первымъ, вторымъ и третьимъ, задніе парахордальные хрящи развиваются на счетъ четвертаго и пятаго мезодермическихъ сегментовъ головы. Этотъ фактъ весьма интересенъ, такъ какъ мы знаемъ, что вся черепная коробка взрослой миноги развивается изъ этихъ скелетныхъ зачатковъ (parachordalia posteriora et anteriora). Такимъ образомъ, мы имѣемъ здѣсь черепное животное, весь невральный черепъ (neurocranium) котораго есть метамерное образованіе, гомодинамное нѣкоторому числу верхнихъ (невральныхъ) дугъ позвоночнаго столба. Хотя мы не находимъ въ теченіе онтогенеза въ головѣ миноги самостоятельныхъ верхнихъ дугъ, которыя бы сливались другъ съ другомъ для образованія осевого черепа, но мы свободно можемъ себѣ представить, что это сліяніе произошло на такихъ отдаленныхъ стадіяхъ филогенетической эволюціи, что оно уже не повторяется въ онтогенезѣ. Подобный фактъ мы находимъ въ затылочной области нѣкоторыхъ гнатостомъ, у которыхъ затылочный отдѣлъ черепа несомнѣнно образовался путемъ сліянія первоначально самостоятельныхъ и изолированныхъ верхнихъ дугъ позвоночника. По аналогіи мы можемъ заключить, что у предковъ циклостомъ на весьма ранней стадіи ихъ эволюціи то, что мы теперь обозначаемъ какъ черепъ, было представлено самостоятельными и изолированными верхними дугами позвоночника: въ теченіе филогенеза эти дуги слились другъ съ другомъ и образовали первичный, лежавшій по обѣ стороны хорды, черепъ, къ которому и приросли слуховыя капсулы.

Этотъ первичный черепъ не былъ полимернымъ образованіемъ: въ него входило, какъ мы видѣли, не болѣе пяти сегментовъ (метамеры 1—5 по счету Кольцова).

Является вопросъ (уже намѣченный нами въ первой части этой работы) о томъ, съ какими образованіями черепа гнатостомъ мы можемъ сравнить только что разобранные нами элементы черепа миноги. По этому поводу могутъ быть выставлены два мнѣнія: во-первыхъ, можно сказать, что передніе парахордальные хрящи+парахордальные рожки (parachordalia anteriora+cornua parachor-

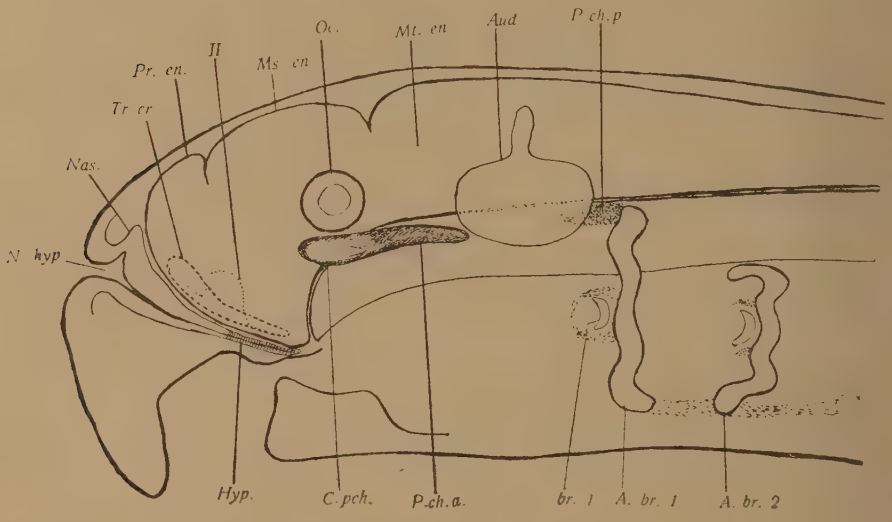


Рис. 1.

Графическая реконструкція по сагиттальнымъ разрѣзамъ головы зародыша *Petromyzon Pl.* на довольно ранней стадіи развитія. На реконструкціи изображены хорда, передняя и задняя парахордаліи (P. ch. a, P. ch. p.), головной мозгъ (Pr. en.—Mt. en.), органы высшихъ чувствъ, глазъ (Oc) и ухо (Aud), и гипофиза (Hyp.). Пунктиромъ (Tr. cr.) обозначено положеніе, которое занимаютъ trabeculae cranii гнатостомъ по отношенію къ переднему мозгу, гипофизѣ (Hyp.) и мѣсту отхожденія n. opticus (II): положеніе переднихъ парахордалій циклостомъ (P. ch. a.) совершенно иное, чѣмъ положеніе трабекулъ (Tr. cr.) (ср. рис. 2 и 9).

dalia, рис. 1, P. ch. a. и C. p. ch. миноги) соотвѣтствуютъ парахордальнымъ пластинкамъ (переднему отдѣлу парахордалій)+трабекуламъ (trabeculae cranii) гнатостомъ; во-вторыхъ, можно бы предположить, что parachordalia anteriora+cornua parachordalia соотвѣтствуютъ однѣмъ парахордальнымъ пластинкамъ гнатостомъ. Въ первомъ случаѣ на трабекулы гнатостомъ можно бы было смотрѣть

какъ на осевыя (вертебральныя) образованія; во второмъ случаѣ мы должны были бы признать, либо, что trabeculae cranii гнатостомъ суть новообразованія, либо, что мы должны искать ихъ гомологовъ въ скелетныхъ образованіяхъ циклостомъ, лежащихъ впереди отъ черепной коробки.

Насколько я могу судить, факты согласуются съ вторымъ предположеніемъ болѣе, чѣмъ съ первымъ. У села-

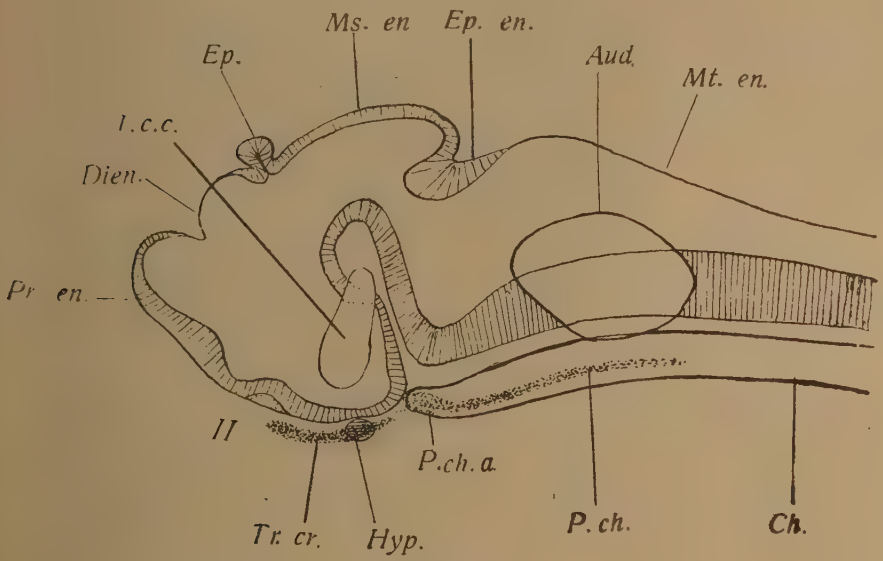


Рис. 2.

Графическая реконструкція мозга и осевого скелета головы эмбріона *Acipenser ruthenus* (по серіи сагиттальныхъ разрѣзовъ) на стадіи, когда осевой скелетъ представленъ еще мезенхимой. На рисункѣ нанесенъ медіанный разрѣзъ головного мозга (Pr. en., Di. en., Ms. en., Mt. en.), контуры слухового пузырька (Aud.), первой мезодермической головной полости (l. c. c.) и гипофизы (Hyp.). Видно характерное для гнатостомъ отношеніе трабекулъ (Tr. cr.) къ prosencephalon (Pr. en.) и гипофизѣ (Hyp.): трабекулы лежатъ вентрально отъ мѣста отхожденія зрительнаго нерва (II), впереди отъ передняго конца хорды (Ch.) и переднихъ парахордалій (P. ch. a.), охватывая своими заднимя концами гипофизу (Hyp.).

хій и хрящевыхъ ганоидовъ передніе сегменты головы (головныя полости) не принимаютъ участія въ развитіи трабекулъ, которыя совершенно независимы отъ хорды и не представляютъ собой аксіальныхъ образованій. Кромѣ того, положеніе трабекулъ гнатостомъ совершенно другое по отношенію къ сосѣднимъ частямъ, чѣмъ положеніе

переднихъ парахордалій и парахордальныхъ рожковъ пескоройки: головные сомиты селахій лежатъ въ области хорды и не заходятъ впередъ отъ нея. Рисунки 2 и 3 въ текстѣ представляютъ сдѣланныя по сагиттальнымъ и фронтальнымъ разрѣзамъ реконструкціи головного скелета эмбріона стерляди *(Acipenser ruthenus)*; реконструкція рис. 2 представляетъ эмбріона на сравнительно молодой стадіи, когда части скелета представлены еще густой мезенхимой. Я нарочно выбралъ такую молодую стадію, чтобы показать первичное положеніе элементовъ черепа представителя низко организованныхъ гнатостомъ. На рис. 3 представлена болѣе поздняя стадія развитія головы стерляди. Мы видимъ, что на стадіи, представленной на рис. 2, на которой скелетъ только что начинаетъ закладываться, мозгъ достигаетъ степени развитія болѣе высокой, чѣмъ у пескоройки, соотвѣтствующей (рис. 1), пожалуй, даже болѣе развитой стадіи. Передній конецъ хорды (Ch.) кончается нѣсколько позади гипофизы (Hyp.). Двѣ полосы густой мезенхимы, представляющія собой первые зачатки парахордальныхъ пластинокъ (P. ch.), лежатъ по бокамъ хорды, тѣсно прилегая къ ней; ростральные концы этихъ парахордальныхъ пластинокъ нѣсколько утолщены. Ростральнo отъ передняго конца хорды лежатъ мезенхиматозные зачатки только что закладывающихся трабекулъ (Tr. cr.), задніе концы которыхъ охватываютъ гипофизу. Первая (предчелюстная) головная полость (1. c. c.) лежитъ дорсально отъ трабекулъ и не принимаетъ участія въ ихъ образованіи. Если мы сравнимъ эти зачатки головного скелета хрящевыхъ ганоидъ съ описанными нами частями эмбріональнаго черепа циклостомъ (рис. 1 и А. Н. Сѣверцовъ, вып. 1-й „Архива А. Г. и Э.“, 1916, Табл. I, рис. 1, Табл. VI, рис. 19), то передъ нами встаетъ вопросъ о томъ, какимъ элементамъ эмбріональнаго черепа гнатостомъ, т. е. трабекуламъ или парахордаліямъ, соотвѣтствуютъ тѣ части головного скелета пескоройки, которыя мы обозначили какъ переднія парахордаліи+парахордальные рожки (P. ch. a и C. pch.).

Если принять во вниманіе положеніе частей, о которыхъ идетъ рѣчь, по отношенію къ хордѣ (Ch.), центральной

нервной системѣ (Pr. en.) и гипофизѣ (Hyp.), то отвѣтъ на поставленный нами вопросъ будетъ совершенно опредѣленный: передніе парахордальные хрящи (P. ch. a., рис. 1) пескоройки (parachordalia anteriora+cornua parachordalia mihi, trabeculae cranii autorum) занимаютъ совершенно такое же положеніе по отношенію къ хордѣ (Ch.) и центральной нервной системѣ, какое занимаетъ передняя часть парахордальныхъ хрящей стерляди (рис. 2 въ текстѣ, P. ch. a.); изслѣдованіе исторіи развитія переднихъ парахордалій пескоройки показало намъ, что они развиваются насчетъ мезордемическихъ сегментовъ головы и, такимъ образомъ, являются гомодинамами верхнихъ дугъ позвоночника, чего о трабекулахъ гнатостомъ сказать нельзя. Такимъ образомъ, только форма этихъ образованій пескоройки (т. е. существованіе парахордальныхъ рожковъ) заставила авторовъ сравнивать ихъ съ трабекулами гнатостомъ. Но если мы примемъ въ соображеніе топографическія отношенія между трабекулами гнатостомъ и сосѣдними частями, то становится совершенно яснымъ, что мы имѣемъ дѣло съ совершенно внѣшнимъ сходствомъ. Какъ видно на рис. 1 и 9, табл. III (А. Н. Сѣверцовъ, 1916), парахордальные рожки (C. pch.) лежатъ по бокамъ средняго мозга, такъ что гипофиза расположена ростровентрально отъ ихъ переднихъ концовъ. Только на сравнительно поздней стадіи развитія ихъ передніе концы охватываютъ каналъ (стебелекъ) гипофизы (А. Н. Сѣверцовъ, 1916, табл. V, рис. 16, C. pch.). У гнатостомъ трабекулы занимаютъ совершенно другое положеніе (рис. 2): онѣ образуются совершенно независимо отъ хорды и окружающей ее непосредственно ткани, впереди отъ ея передняго (ростральнаго) конца, и прилегаютъ къ переднему мозговому пузырю вентрально отъ хіазмы зрительнаго нерва; съ самаго начала своего развитія онѣ охватываютъ гипофизу своими задними концами. Это положеніе трабекулъ и ихъ отношенія къ головному мозгу и гипофизѣ въ общемъ характерны для гнатостомъ и мы ихъ находимъ и у селахій (рис. 9 въ текстѣ). Какъ это мною описано въ одной изъ моихъ предшествующихъ работъ (А. Н. Сѣверцовъ, 1899), положеніе трабекулъ у селахій (здѣсь онѣ образуютъ почти

прямой уголъ съ осью тѣла) отличается отъ того, что мы находимъ у Chondrostei, но ихъ отношенія къ мозгу, къ зрительной хіазмѣ и къ гипофизѣ тѣ же, что у стерляди (рис. 3).

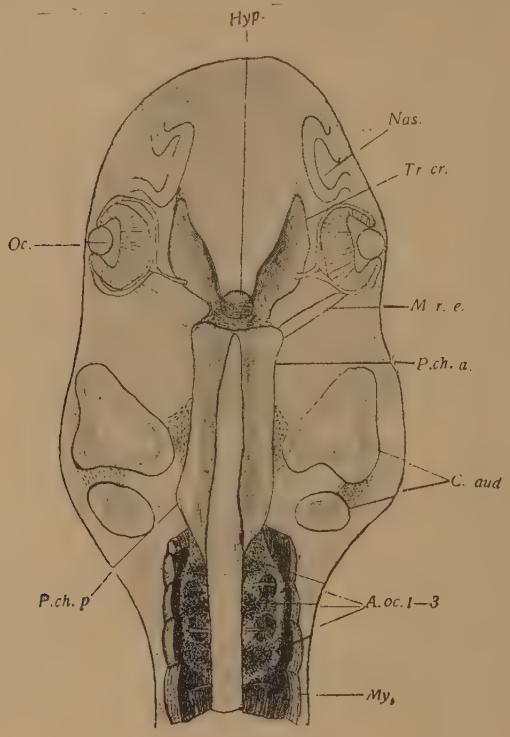


Рис. 3.

Графическая реконструкція скелета головы эмбріона *Acipenser ruthenus* (по серіи фронтальныхъ разрѣзовъ) на стадіи значительно болѣе поздней, чѣмъ изображенная на рис. 2. Въ длинныхъ парахордальныхъ хрящахъ можно различить отдѣлъ соотвѣтствующій parachordalia anteriora (P. ch. a.), лежащій впереди отъ слуховой капсулы и часть соотвѣтствующую parachordalia posteriora (P. ch. p.), лежащую позади уха (C. aud.). Trabeculae cranii (Tr. cr.) хорошо развиты на этой стадіи и лежатъ впереди отъ парахордалій (P. ch. a.), охватывая своими задними концами гипофизу (Hyp.). Въ каждой слуховой капсулѣ видно два центра охрящевенія (C. aud.). Позади парахордалій (P. ch. a., P. ch. p.) виденъ мезенхимный затылочный отдѣлъ черепа (A. oc. 1—3, pars occipitalis cranii), на этой стадіи слагающійся изъ трехъ затылочныхъ верхнихъ дугъ, соединенныхъ между собой мезенхимой.

Положеніе этихъ элементовъ черепа и ихъ отношенія къ сосѣднимъ частямъ у такихъ примитивныхъ формъ, какъ селахіи и хрящевые ганоиды (рис. 2 и 3), имѣетъ исключительное значеніе для истолкованія морфологиче-

скаго значенія трабекулъ: мы видимъ, что эти особенности никоимъ образомъ не согласуются съ предположеніемъ о гомологіи переднихъ парахордалій + парахордальныхъ рожковъ миноги съ трабекулами гнатостомъ.

Многіе ученые (ср. А. Н. Сѣверцовъ, 1916, стр. 1—14), изслѣдовавшіе скелетъ циклостомъ, выдвигали на первый планъ сходство между миногами и амфибіями. Дѣйствительно, изслѣдуя эмбріональный черепъ хвостатыхъ амфибій мы находимъ, что на нѣкоторыхъ стадіяхъ развитія въ немъ существуютъ извѣстныя черты сходства съ циклостомами: такъ, напримѣръ, трабекулярная пластинка (Balkenplatte нѣмецкихъ авторовъ) у хвостатыхъ амфибій (рис. 5, P. ch. a.) лежитъ ростральнo отъ слуховыхъ капсулъ (C. aud.); она прилегаетъ къ переднему концу хорды (Ch.), такъ что трабекулы выходятъ изъ нея. Приходится признать, что есть сходство между этими образованіями и передними парахордальными хрящами и рожками парахордалій пескоройки (рис. 1, P. ch. a. и C. p. ch.). Но это сходство исчезаетъ, если мы примемъ въ соображеніе развитіе этой части эмбріональнаго черепа хвостатыхъ амфибій и ея отношенія къ сосѣднимъ частямъ. Рисунокъ 4 представляетъ фронтальный разрѣзъ черезъ голову личинки тритона на ранней стадіи развитія скелета. Разрѣзъ прошелъ черезъ передній конецъ хорды (Ch.) и черезъ слуховыя капсулы (C. aud.), образованныя изъ очень молодой прохондральной ткани. По обѣ стороны хорды лежатъ головные міотомы (My_1, My_2). На этой стадіи мы видимъ, что переднія пластинки осевого скелета (P. ch. a.), о которыхъ шла рѣчь (Balkenplatten) (рис. 4), состоятъ изъ очень молодой прохондральной ткани и располагаются впереди отъ самаго передняго міотома, прилегая непосредственно къ оболочкѣ хорды (Ch.). Если мы сравнимъ форму и положеніе этихъ образованій съ тѣмъ, что мы находимъ у пескоройки (А. Н. Сѣверцовъ, 1916, табл. III, рис. 9 и 12), то мы увидимъ, что прохондральныя пластинки амфибій, о которыхъ мы только что говорили (Рис. 4 и 5 въ текстѣ, P. ch. a.), находятся точно въ такихъ же отношеніяхъ къ хордѣ, какъ переднія парахордаліи пескоройки (рис. 1), и точно лежатъ такъ же, какъ эти послѣднія (рис. 4 и 5),

впереди отъ слуховыхъ капсулъ, такъ что мы безъ колебаній можемъ гомологизировать эти образованія амфибій и циклостомъ и обозначить эти скелетныя образованія амфибій именемъ parachordalia anteriora (А. Н. Сѣверцовъ, 1916, рис. 9, табл. III и рис. 3 и 4 въ текстѣ P. ch. a.). Но съ другой стороны parachordalia anteriora амфибій (рис. 4) вполнѣ соотвѣт-

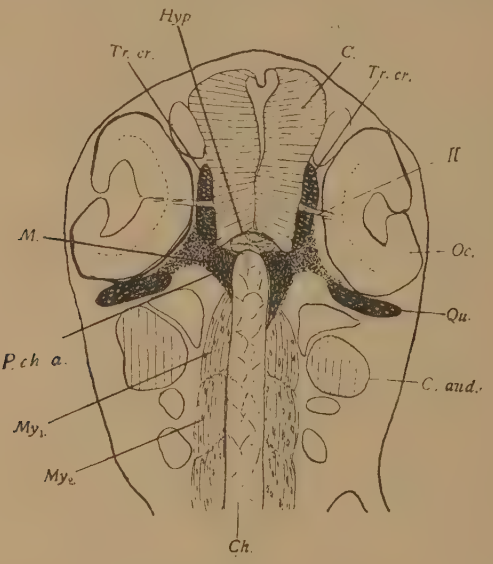


Рис. 4.

Фронтальный разрѣзъ черезъ голову личинки тритона на стадіи, когда трабекулы (Tr. cr.) еще не приросликъ парахордальной части черепа (P. ch. a.) и соединены съ ней только густой мезенхимой (M.). На рисункѣ видны отношенія trabeculae cranii (Tr. cr.) къ зрительному нерву (II), къ гипофизѣ (Hyp.) и къ parachordalia anteriora (P. ch. a.); они тѣ же, что у *Acipenser ruthenus*. Передні парахордаліи (P. ch. a.) находятся въ тѣхъ же отношеніяхъ къ хордѣ (Ch.) и міотомамъ головы My_1, My_2, какъ у Ammocoetes (рис 1, P. ch. a., А. Н. Сѣверцовъ, 1916, Т. III, рис. 9, M_1—M.4).

ствуютъ переднему отдѣлу parachordalia стерляди (рис. 3). Впереди отъ этихъ переднихъ парахордалій эмбріональнаго черепа тритона находится скопленіе большихъ мезенхиматозныхъ клѣтокъ, наполненныхъ желточными зернами, которое соединяетъ переднія парахордаліи тритона (P. ch. a., рис. 4, Balkenplatte) съ трабекулами (Tr. cr.). На этой еще очень молодой стадіи трабекулы лежатъ вен-

трально отъ глазныхъ нервовъ (II), т. е. занимаютъ то же характерное для нихъ положеніе, какъ у хрящевыхъ ганоидъ и селахій. Гипофиза помѣщается между ихъ задними концами. Такимъ образомъ, ихъ отношенія къ сосѣднимъ частямъ, весьма характерныя для гнатостомъ, сильно отличаются отъ того, что мы находимъ у пескоройки, гдѣ отношенія между парахордальными рожками и мѣстомъ отхожденія глазныхъ нервовъ и гипофизой совершенно другія.

Вышеупомянутое мезенхиматозное скопленіе у тритона (рис. 4) латерально соединено съ прохондральнымъ зачаткомъ квадратной кости (Qu.): позднѣе эта мезенхиматозная ткань (M., рис. 4) вполнѣ охрящевѣваетъ, и переднія парахордаліи (Balkenplatte авторовъ) соединяются съ трабекулами и quadratum. Это соединеніе мы видимъ на рисункѣ 5, представляющемъ сдѣланную по фронтальнымъ разрѣзамъ реконструкцію черепа тритона на болѣе поздней стадіи развитія.

Трабекулы (рис. 5 въ текстѣ, Tr. cr.) слились съ передними парахордальными пластинками (parachordalia anteriora, P. ch. a.) и поэтому пріобрѣли нѣкоторое сходство съ parachordalia+cornua parachordalia циклостомъ (А. Н. Сѣверцовъ 1916, рис. 9 и 12, табл. III). Сходство это чисто внѣшнее, такъ какъ отношенія этихъ образованій къ сосѣднимъ частямъ (къ мозгу, гипофизѣ и глазному нерву) и самый способъ развитія у циклостомъ и у хвостатыхъ амфибій совершенно различны. Что касается до рожковъ парахордалій, то они соотвѣтствуютъ самымъ переднимъ концамъ переднихъ парахордалій амфибій. На рисункахъ 4 и 5 въ текстѣ, мы видимъ затылочныя дуги (A. oc. 1 и A. oc. 2) тритона, которыя соотвѣтствуютъ міосептамъ между первымъ и вторымъ, вторымъ и третьимъ міотомами затылочной области. Эти дуги соединены другъ съ другомъ и лежатъ позади слуховыхъ капсулъ (Ю. Платтъ, 1898). Вторая изъ этихъ дугъ представляетъ собой затылочную дугу въ собственномъ смыслѣ слова и на болѣе позднихъ стадіяхъ расположена непосредственно позади блуждающаго нерва. Затылочный отдѣлъ *Acipenser*, состоящій изъ 3-хъ дугъ (A. oc. 1—3), представленъ

на рис. 3. Мы уже упоминали, что затылочная область черепа у циклостомъ не развивается, такъ что блуждающій нервъ выходитъ позади черепа. Резюмируя выводы,

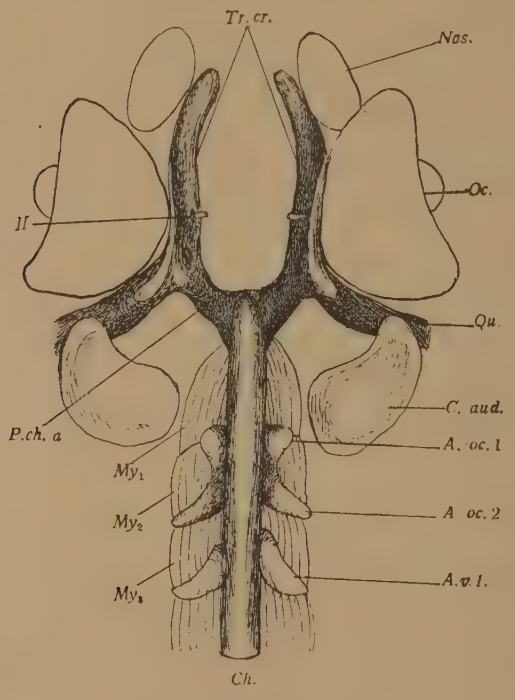


Рис. 5.

Графическая реконструкція скелета головы болѣе поздней личинки тритона на стадіи, когда trabeculae cranii (Tr. cr.), parachordalia anteriora (P. ch. a.) и хрящъ quadratum (Qu.) уже срослись другъ съ другомъ. Сравненіе этого рисунка съ рисунками 1 и 2 и рис. 12 т. III (А. Н. Сѣверцовъ, 1916) показываетъ, что несмотря на внѣшнее сходство между черепомъ пескоройки и черепомъ личинокъ хвостатыхъ амфибій между ними существуетъ коренное различіе въ отношеніяхъ отдѣльныхъ частей черепа къ сосѣднимъ органамъ, ибо trabeculae cranii (Tr. cr.) амфибій закладываются впереди отъ хорды (Ch.), вентрально отъ мѣста отхожденія зрительнаго нерва (ср. рис. 4, 5 съ рис. 1, Tr. cr.), и не соотвѣтствуютъ по положенію parachordalia anteriora = trabeculae autor. миногъ (P. ch. a.), которыя закладываются въ связи съ хордой совершенно такъ же, какъ переднія парахордаліи (P. ch. a.) рыбъ (рис. 2 и 3) и амфибій (P. ch. a., рис. 4 и 5).

къ которымъ мы пришли относительно первичныхъ элементовъ осевого черепа циклостомъ и гнатостомъ, мы видимъ, что такъ называемыя trabeculae cranii циклостомъ, которыя мы обозначили въ первой части этой ра-

боты какъ parachordalia anteriora+cornua parachordalia, дѣйствительно соотвѣтствуютъ по своему развитію и по своимъ соотношеніямъ съ сосѣдними частями передней части парахордалій гнатостомъ (Balkenplatte Urodela), такъ что мы имѣли полное основаніе (А. Н. Сѣверцовъ, 1916) признать эти образованія за части гомологичныя. Слѣдовательно, принятое нами въ первой части этой работы обозначеніе этихъ частей (parachordalia anteriora+cornua parachordalia) является правильнымъ. Мы далѣе пришли къ выводу, что трабекулы гнатостомъ находятся въ совершенно опредѣленныхъ и типичныхъ отношеніяхъ къ сосѣднимъ органамъ, такъ что если бы у пескоройки эти органы были развиты, то они должны бы были лежать вентрально отъ мѣста отхожденія зрительнаго нерва и охватывать гипофизу своими задними концами, т. е. трабекулы должны бы занимать положеніе, означенное пунктиромъ на рисункѣ 1 въ текстѣ. Cornua parachordalia пескоройки, какъ мы видѣли, занимаютъ совершенно иное положеніе. Исходя изъ этихъ соображеній, я и пришелъ къ выводу, что эти образованія (parachordalia anteriora+cornua parachordalia) у циклостомъ (обозначенныя всѣми моими предшественниками какъ трабекулы циклостомъ) въ дѣйствительности соотвѣтствуютъ только передней части парахордальныхъ хрящей гнатостомъ, и естественно поставилъ вопросъ о томъ, нѣтъ ли въ черепѣ циклостомъ образованій, которыя были бы гомологичны съ трабекулами гнатостомъ.

Прежде всего намъ надо рѣшить, въ какой области головы пескоройки (и соотвѣтственно этому взрослой миноги) мы должны искать скелетныя образованія, гомологичныя съ трабекулами черепа гнатостомъ, и для рѣшенія этого вопроса мы должны сравнить развитіе передней части головы миногъ и низшихъ рыбъ. На рисункахъ 6, 7, 8 и 9 изображены сравнительно раннія стадіи развитія головы *Petromyzon* и *Pristiurus*. На медіанномъ разрѣзѣ черезъ голову пескоройки, изображенномъ на рис. 6, мы видимъ положеніе обонятельной ямки (Nas.), гипофизы (Hyp.) и infundibulum (Inf.) и ихъ отношенія къ мозгу и

къ мѣсту отхожденія n. opticus. Мы видимъ также, что обонятельная ямка (Nas.) и гипофиза (Hyp.) лежатъ на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга и находятся въ тѣхъ же отношеніяхъ къ сосѣднимъ частямъ, какъ одноименныя части гнатостомъ. На рис. 9 мы видимъ положеніе гипофизы (Hyp.) у зародыша акулы: отношенія infundibulum cerebri (inf.) къ переднему концу хорды (Ch.) тѣ же самыя,

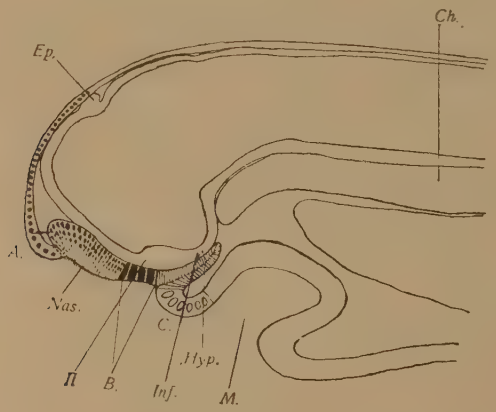


Рис. 6.

Рисунки 6, 7 и 8 представляютъ три медіанныхъ разрѣза черезъ головы личинокъ миноги на трехъ послѣдовательныхъ стадіяхъ развитія, рис. 9 и 10, такіе же разрѣзы черезъ голову зародыша и взрослаго экземпляра акулы (*Pristiurus melanostomus*). На всѣхъ этихъ рисункахъ участокъ кожи (А.), лежащій дорсально (рострально) отъ обонятельныхъ капсулъ, обозначенъ рядомъ черныхъ точекъ (. . . . .), область (В.) между обонятельной ямкой (Nas.) и гипофизой (Hyp.) обозначена свѣтлыми штрихами по черному фону, гипофиза (Hyp.) обозначена черными штрихами по свѣтлому фону и, наконецъ, постгипофизарная область, т. е. участокъ (С.), первично лежащій каудально отъ гипофизы, обозначенъ свѣтлыми овалами (o o o o o . . .). На рисункѣ 6-мъ видно первичное расположеніе областей А., В. и С. у пескоройки на ранней стадіи развитія: область А. лежитъ рострально (дорсально) отъ обонятельной ямки (Nas.), область С.—каудально отъ гипофизы (Hyp.), область В.—между гипофизой (Hyp.) и обонятельной ямкой (Nas.). Расположеніе этихъ областей и ихъ взаимныя отношенія у пескоройки на этой ранней стадіи приблизительно тѣ же, что у зародыша акулы (ср. рис. 9, А., В., С.).

какъ у пескоройки на раннихъ стадіяхъ развитія. Положеніе обонятельной ямки (Nas.) (расположенной у зародыша акулы латерально отъ срединной линіи) нанесено на медіанный разрѣзъ, и мы видимъ, что положеніе это приблизительно то же, что у пескоройки: обонятельныя ямки лежатъ на нѣкоторомъ разстояніи впереди отъ гипофизы. Такимъ образомъ, несмотря на то, что обоня-

тельная ямка у пескоройки непарная, а у всѣхъ гнатостомъ это образованія парныя, относительное положеніе этихъ органовъ, т. е. обонятельной ямки, гипофизы, передняго конца хорды и различныхъ отдѣловъ передняго мозга у циклостомъ и гнатостомъ на раннихъ стадіяхъ развитія совершенно сходное. Но при дальнѣйшемъ развитіи всѣ эти образованія развиваются въ различныхъ направленіяхъ. А именно у циклостомъ та часть нёба пескоройки,

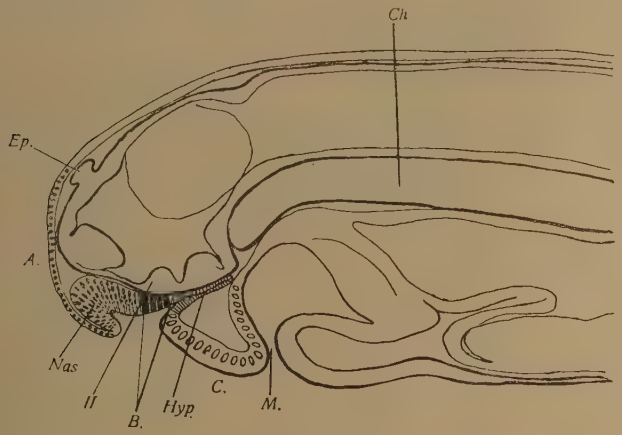


Рис. 7.

Медіанный разрѣзъ черезъ голову пескоройки на нѣсколько болѣе поздней стадіи, чѣмъ изображенная на рис. 6. На рисункѣ видно, что постгипофизарная область (С.) начинаетъ разрастаться, образуя такъ называемую верхнюю губу пескоройки и теперь она (С.) лежитъ уже не каудально, а вентрально отъ гипофизы (Hyp.) и участка В. Благодаря этому разстояніе между переднимъ краемъ постгипофизарной области (С.) и переднимъ (дорсальнымъ) краемъ обонятельной ямки (Nas.) стало относительно меньше, чѣмъ на предыдущей стадіи (рис. 6).

которая находится подъ гипофизой (рис. 6, С.) или морфологически позади гипофизы, развивается прогрессивно и растетъ очень сильно впередъ и образуетъ такъ называемую „верхную губу“ пескоройки [1]).

Это мѣсто дорсальной стѣнки фаринкса на рис. 6 обозначено овалами, а болѣе поздніе стадіи развитія

[1]) Морфологически это образованіе совершенно не соотвѣтствуетъ „губѣ“ гнатостомъ: губы гнатостомъ образуются впереди отъ гипофизы; здѣсь мы имѣемъ сильно разросшійся постгипофизарный участокъ дорсальной стѣнки рта (нёба) пескоройки.

„верхней губы“ пескоройки, гдѣ это образованіе выражено гораздо сильнѣе, обозначены на рисункахъ 7 и 8. Какъ мы видѣли у гнатостомъ, раннія стадіи развитія органовъ передней части головы тѣ же, но дальнѣйшее развитіе иное: а именно область, лежащая позади гипофизы (та самая, которая у циклостомъ развивается такъ сильно), не обнаруживаетъ прогрессивнаго развитія, но, наоборотъ, прогрес-

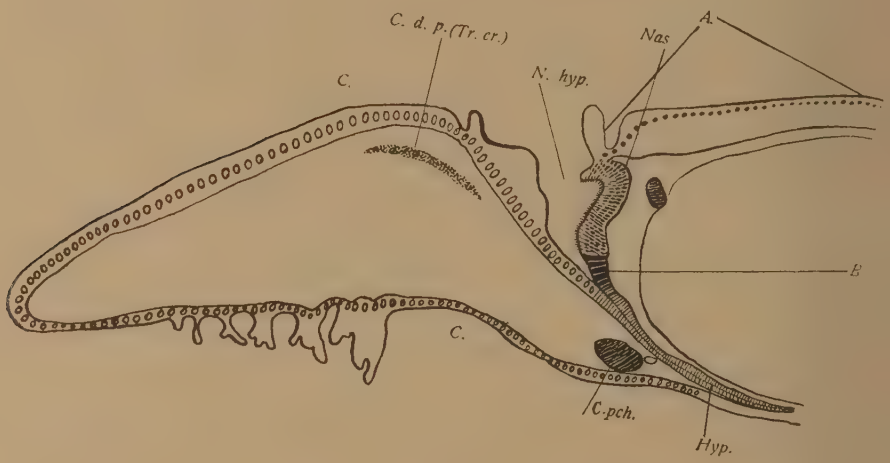


Рис. 8.

Медіанный разрѣзъ черезъ голову пескоройки на поздней стадіи развитія, когда такъ называемая верхняя губа (C.—00000000 . . .) весьма сильно выросла и въ ней начинаютъ закладываться cartilago dorsalis posterior C. d. p. (Tr. cr.)—trabeculae cranii гнатостомъ. Вслѣдствіе этого разрастанія постгипофизарной области (C.) предносовая область (A.) теперь оказывается лежащей каудально отъ обонятельной ямки (Nas.), а область B., прежде лежавшая каудально отъ обонятельной ямки (Nas.), теперь оказывается лежащей вентрально отъ нея. Сравненіе рис. 6, 7 и 8 показываетъ, что разрастаніе „верхней губы“ (C.) пескоройки приводитъ къ образованію назогипофизарнаго (N. hyp.) отверстія, и что передняя стѣнка такъ называемой обонятельной полости (N. hyp.—00000 . . . .) образована участкомъ кожи, первично лежавшимъ позади гипофизы и соотвѣтствующимъ небу гнатостомъ (рис. 6, 7, C.).

сивно развивается и сильно вырастаетъ впередъ отдѣлъ головы, который лежитъ впереди отъ гипофизы (ростральнo). При этомъ ростъ даннаго прегипофизарнаго отдѣла у различныхъ гнатостомъ совершается различно. Напримѣръ, у селахій особенно сильно растетъ участокъ, который расположенъ дорсально отъ обонятельныхъ ямокъ и образуетъ, такъ называемый, rostrum (рис. 9 и 10, A.); вслѣдствіе

этого обонятельныя ямки (Nas.) находятся на вентральной поверхности головы. У хрящевыхъ ганоидъ, напротивъ, особенно сильно разрастается участокъ прегипофизарной области, лежащій вентрально отъ обонятельныхъ ямокъ, такъ что послѣднія у взрослаго животнаго лежатъ дорсолатерально отъ rostrum. Фактъ, что у различныхъ представителей гнатостомъ положеніе обонятельныхъ ямокъ и развитіе передняго отдѣла головы различны, представляется на нашъ взглядъ весьма интереснымъ потому, что онъ намъ показываетъ, что эволюція этой области совершалась независимо въ разныхъ группахъ гнатостомъ, послѣ ихъ отдѣленія другъ отъ друга. Такимъ образомъ, мы видимъ, что развитіе интересующей насъ области головы у гнатостомъ совершенно иное, чѣмъ у циклостомъ. У этихъ послѣднихъ передняя часть головы (rostrum) образуется на счетъ постгипофизарнаго отдѣла нёба, между тѣмъ какъ у гнатостомъ рыло образовано изъ прегипофизарнаго отдѣла передней части головы. Ясное пониманіе гомологій между различными отдѣлами этой области (см. объясненіе рис. 6—10) совершенно необходимо для того, чтобы разобраться въ частяхъ осевого скелета, и, выяснивъ ихъ, мы можемъ перейти къ вопросу о томъ, существуютъ ли въ черепѣ циклостомъ образованія гомологичныя „черепнымъ перекладинамъ“, trabeculae cranii гнатостомъ.

Мы знаемъ, что трабекулы развиваются у гнатостомъ какъ парныя прехордальныя скелетныя образованія, расположенныя на вентральной поверхности первичнаго передняго мозга по обѣ стороны отъ гипофизы, которую онѣ охватываютъ своими задними концами. Это ихъ первичное положеніе мы видимъ у эмбріоновъ селахій (рис. 9), Chondrostei (рис. 2 и 3) и хвостатыхъ амфибій (рис. 4 и 5). Въ головѣ зародышей миноги на раннихъ стадіяхъ развитія скелета мѣсто, гдѣ должны бы были закладываться трабекулы типа гнатостомъ (рис. 1, Tr. cr.), т. е. пре- и постгипофизарная область головы, обозначено на рисункахъ 6 и 7 соотвѣтственными значками (область С.). Мы должны поставить вопросъ о томъ, образуются ли у

пескоройки въ этой области скелетныя образованія, которыя мы могли бы сравнить съ трабекулами гнатостомъ. Исторія развитія головы миноги показываетъ намъ, что въ прегипофизарной области, т. е. въ участкѣ между гипофизой и обонятельной ямкой (или сдвинутыми обоня-

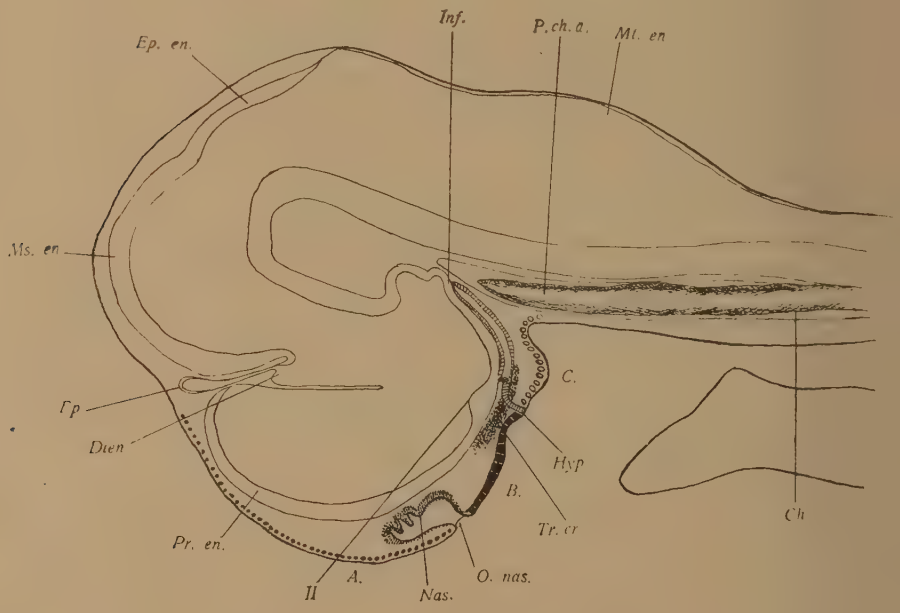


Рис. 9.

Медіанный разрѣзъ черезъ голову зародыша *Pristiurus melanostomus*, на который проэцированы parachordalia (P. ch. a.), trabeculae cranii (Tr. cr.) и обонятельныя ямки (Nas.). Условныя обозначенія тѣ же, что на рис. 6—8. На рисункѣ видно, что на этой ранней стадіи развитія расположеніе областей A., B., C. то же, что у молодой пескоройки (рис. 6). Задніе концы трабекулъ закладываются въ области C. (00000000 . . . .), т. е. тамъ, гдѣ закладывается у пескоройки задній верхній хрящъ ротового скелета (cartilago dorsalis posterior, рис. 8, C. d. p.).

тельными ямками) пескоройки, не развивается скелетныхъ образованій, которыя мы могли бы сравнить съ трабекулами гнатостомъ; что касается до постгипофизарнаго отдѣла, то мы знаемъ, что онъ развивается прогрессивно и превращается въ такъ называемую „верхнюю губу“ пескоройки, въ которой развиваются задній и передній

дорсальные хрящи (cart. dorsales, posterior et anterior) ротового скелета взрослой миноги: эти образованія закладываются именно въ той области головы, въ которой мы должны бы были ожидать развитія трабекулярнаго скелета типа гнатостомъ. Изъ тѣхъ двухъ хрящей, о которыхъ идетъ рѣчь, „задній верхній дорсальный хрящъ“ (cartilago dorsalis posterior, C. d. p., А. Н. Сѣверцовъ, 1916, табл. V, рис. 16, табл. VI рис. 17) закладывается приблизительно въ той же области [1]), какъ трабекулы селахій и хрящевыхъ ганоидъ (рис. 2, 9 и 10).

Этотъ хрящъ закладывается, какъ мы видѣли, очень поздно, и въ періодъ своего образованія онъ лежитъ въ совершенно другой области, чѣмъ трабекулы гнатостомъ (А. Н. Сѣверцовъ, 1916, ч. I, табл. V, рис. 16, C. d. p.). Но сравненіе рис. 6, 7, 8 и 3, 9 показало намъ, что морфологически мѣсто его образованія вполнѣ соотвѣтствуетъ мѣсту закладки трабекулъ гнатостомъ. Своеобразное положеніе даннаго хряща у развитой пескоройки и у миноги зависитъ отъ того, что онъ развивается настолько поздно, что мѣсто его закладки, т. н. „верхняя губа“ (постгипофизарная область головы) пескоройки, уже успѣло вырости впередъ. Такимъ образомъ, представляется вѣроятнымъ, что cart. dorsalis posterior миноги соотвѣтствуетъ (гомологиченъ) trabeculae cranii гнатостомъ. Противъ этой гомологизаціи „дорсальнаго задняго хряща“ ротового скелета миноги съ трабекулами можно возразить, какъ мнѣ кажется, слѣдующее: 1) задній дорсальный хрящъ (cartilago dorsalis posterior) закладывается очень поздно и поэтому имѣетъ своеобразное положеніе, непохожее на положеніе трабекулъ, которыя у гнатостомъ, какъ извѣстно, закладываются очень рано; 2) этотъ хрящъ, какъ мы видѣли, есть образованіе непарное, между тѣмъ какъ трабекулы всегда парны. Едва ли эти возраженія могутъ имѣть рѣшающее значеніе. Мы знаемъ, что въ передней области головы миноги элементы висцеральнаго

[1]) Само собой разумѣется, что здѣсь можно говорить только о морфологическомъ, а не топографическомъ соотвѣтствіи мѣстоположенія.

скелета, которые несомнѣнно представляютъ собой палингенетическія образованія, развиваются очень поздно и, вслѣдствіе этого, у насъ есть всѣ основанія думать, что позднее появленіе частей скелета передняго отдѣла головы есть общій признакъ развитія скелета этой области. Но если это такъ, то позднее появленіе задняго дорсальнаго хряща въ онтогенезѣ не можетъ служить возраженіемъ противъ принятой нами гомологизаціи, ибо этотъ признакъ является характернымъ для цѣлаго ряда несомнѣнно палингенетическихъ образованій этой области.

Что касается до факта, что трабекулы гнатостомъ всегда являются парными образованіями, между тѣмъ какъ задній дорсальный хрящъ ротового скелета миноги есть ab origine образованіе непарное, то здѣсь мы имѣемъ болѣе вѣское возраженіе противъ высказанной нами гомологіи; мнѣ кажется, однако, что и это возраженіе не имѣетъ рѣшающаго значенія. Дѣло въ томъ, что именно у миноги въ интересующей насъ области головы парныя образованія, повидимому, имѣютъ тенденцію сливаться и дѣлаться непарными, и въ нѣкоторыхъ случаяхъ этотъ процессъ пошелъ довольно далеко: въ такомъ направленіи, повидимому, шло филогенетическое развитіе обонятельнаго скелета и обонятельной ямки, которые, по всей вѣроятности, произошли изъ парныхъ образованій. Можно думать, что парныя зачатки трабекулъ предковъ циклостомъ, передвинувшись въ эту область головы и подчиняясь той же тенденціи къ слитію парныхъ элементовъ, срослись другъ съ другомъ и образовали непарный дорсальный задній хрящъ миноги. Принимая только что высказанную гомологизацію (которой я придаю гипотетическое значеніе), мы приходимъ къ выводу, что отдѣленіе предковъ циклостомъ и гнатостомъ другъ отъ друга произошло въ эпоху, когда эволюція частей хрящевого скелета еще сравнительно весьма мало подвинулась впередъ; во всякомъ случаѣ черепная коробка общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, защищающая мозгъ, не была еще развита и отдѣльные элементы черепа не были еще сращены. У гнатостомъ задняя часть черепной коробки образована парахордальными хрящами, передняя — тра-

бекулами, охватывающими гипофизу. У циклостомъ черепная коробка образована только парахордаліями, которыя своими передними концами охватываютъ гипофизу совершенно иначе, чѣмъ трабекулы гнатостомъ [1]), гомологъ трабекулъ гнатостомъ, т. е. задній дорсальный хрящъ ротового скелета миноги, лежитъ ростральноотъ соб-

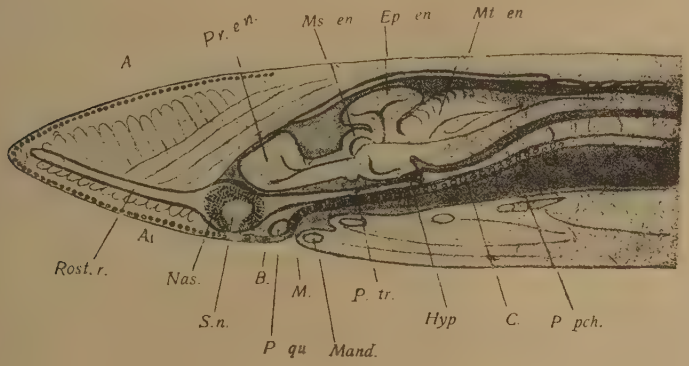


Рис. 10.

Медіанный разрѣзъ черезъ голову взрослой *Pristiurus melanostomus*; условныя обозначенія тѣ же. Сравнивая этотъ рисунокъ съ рис. 9 и рис. 6—8, мы видимъ направленіе, въ которомъ пошла эволюція органовъ передней части головы гнатостомъ и различія, которыя существуютъ въ этомъ отношеніи между циклостомами и гнатостомами. У циклостомъ разрослась постгипофизарная область (С.), у гнатостомъ преназальная область (А.); этимъ обусловливаются различія въ положеніи органа обонянія (Nas.) и трабекулъ (Tr. cr.), которыя у гнатостомъ рис. 9, 10) образуютъ переднюю часть черепной коробки, а у циклостомъ (рис 8, C. d. p.) представляютъ собой образованія, лежащія впереди отъ черепной коробки (neurocranium).

ственно черепной коробки и не имѣетъ никакихъ отношеній къ головному мозгу. Оставляя въ сторонѣ вопросъ объ эволюціи черепа у гнатостомъ, замѣтимъ, что у циклостомъ существуетъ только парахордальный невральный черепъ, т. е. другими словами, черепная коробка у нихъ образована только элементами гомодинамными верх-

[1]) Отношенія трабекулъ къ гипофизѣ гнатостомъ и отношенія рожковъ парахордалій циклостомъ къ гипофизѣ совершенно различны: мѣсто срастанія парныхъ трабекулъ гнатостомъ другъ съ другомъ лежитъ (морфологически) ростральноотъ гипофизы, между тѣмъ какъ мѣсто срастанія рожковъ парахордалій циклостомъ лежитъ каудальноотъ гипофизы.

нимъ дугамъ позвоночника, и она развивается исключительно на счетъ склеротомовъ головныхъ сомитовъ. У циклостомъ нѣтъ прехордальнаго neurocranium trabeculare. Эта особенность ихъ является признакомъ примитивнымъ и на нее мы не можемъ смотрѣть, какъ на результатъ вторичнаго регрессивнаго приспособленія. Другіе признаки, указывающіе на примитивный характеръ осевого черепа циклостомъ, были не разъ приведены въ литературѣ: изъ нихъ отмѣтимъ существованіе отверстій (фонтанелей) въ стѣнкахъ черепной коробки, форму слуховыхъ капсулъ и ихъ отношенія къ собственно осевому (парахордальному) черепу. Мы видѣли, что слуховыя капсулы миноги имѣютъ яйцевидную форму и весьма слабо связаны съ осевымъ черепомъ. У гнатостомъ (Elasmobranchii, Chondrostei) мы подобное состояніе скелета органа слуха находимъ только у эмбріоновъ; у взрослыхъ же животныхъ, даже среди наиболѣе низко организованныхъ рыбъ, эта относительная самостоятельность слухового скелета уже утратилась и слуховая капсула настолько тѣсно сливается съ черепомъ, что дѣлается его интегрирующей частью. Если мы сравнимъ положеніе обонятельныхъ ямокъ гнатостомъ (Elasmobranchii) и циклостомъ на раннихъ стадіяхъ развитія (см. рис. въ текстѣ 6 и 9, Nas.), то мы найдемъ совершенно сходныя отношенія къ сосѣднимъ частямъ. Парные обонятельные нервы циклостомъ и гнатостомъ суть несомнѣнно образованія гомологичныя. На основаніи этихъ отношеній мы можемъ признать общую гомологію между органомъ обоняніе циклостомъ и гнатостомъ [1]). Въ спеціальной части настоящей работы мы уже высказали мнѣніе, что моноринія циклостомъ является признакомъ вторично пріобрѣтеннымъ, и что предки ихъ были животными съ парными обонятельными ямками (плакодами). Мы видѣли, что довольно трудно сказать, происходитъ ли филогенетически хрящевая обонятельная капсула циклостомъ изъ двухъ хрящевыхъ капсулъ, которыя слились другъ съ другомъ

[1]) Къ этому вопросу мы еще вернемся ниже, въ отдѣлѣ объ органахъ чувствъ.

настолько тѣсно, что въ онтогенезѣ онѣ не закладываются болѣе какъ самостоятельныя образованія: можно также предположить, что обонятельный скелетъ циклостомъ развился на сравнительно поздней стадіи эволюціи, когда обонятельныя плакоды уже слились, образуя непарный органъ обоняніа типа миногъ. Форма обонятельной капсулы у пескоройки, гдѣ она образована двумя хрящевыми пластинками, соединенными между собой тонкой поперечной комиссурой, скорѣе говоритъ за первое предположеніе, т. е. за первичную парность скелета органа обоняніа. Во всякомъ случаѣ, весьма слабо выраженная связь между обонятельнымъ скелетомъ циклостомъ и осевымъ черепомъ представляетъ собой признакъ весьма примитивной организаціи, который у гнатостомъ уже исчезъ совершенно: у рыбъ обонятельныя капсулы слились съ черепомъ и составляютъ его интегрирующую часть. Но, съ другой стороны, парность органа обоняніа гнатостомъ представляетъ собой примитивный признакъ, утраченный циклостомами.

Резюмируя наши выводы относительно осевого черепа циклостомъ, мы видимъ, что совершенно невозможно принять предположеніе, что черепъ циклостомъ филогенетически развился изъ черепа какихъ бы то ни было рыбъ, ибо мы имѣемъ передъ собой два различныхъ типа эволюціи черепа. Далѣе, мы приходимъ къ выводу, что оба эти типа черепа развились изъ очень примитивной и очень низко организованной формы черепа, при чемъ ихъ эволюція совершалась независимо другъ отъ друга въ дивергентныхъ направленіяхъ. При этомъ черепъ циклостомъ сохранилъ цѣлый рядъ признаковъ этой примитивной организаціи, которые у рыбъ исчезли въ теченіе эволюціоннаго процесса, такъ что черепъ циклостомъ можетъ съ полнымъ основаніемъ считаться наиболѣе примитивнымъ черепомъ изъ извѣстныхъ намъ позвоночныхъ.

Основываясь на этихъ данныхъ, мы слѣдующимъ образомъ можемъ охарактеризовать строеніе черепа общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ до ихъ раздѣленія (протокраніаты): начало развитія невральнаго черепа первичныхъ черепныхъ позвоночныхъ произошло на ростральномъ концѣ

хорды; сравнительно весьма небольшое число верхнихъ дугъ позвоночника (по всей вѣроятности, не болѣе трехъ) слились между собой и образовали первый зачатокъ осевого черепа, передніе парахордальные хрящи (parachordalia anteriora). На этой стадіи филогенеза тѣла позвонковъ еще не были развиты, такъ что переднія парахордаліи (parachordalia anteriora циклостомъ, Balkenplatte или передній отдѣлъ парахордалій гнатостомъ) были образованы только верхними дугами. Эти первые зачатки осевого черепа сливаются весьма рано съ слуховыми капсулами, которыя совершенно независимо отъ нихъ развились вокругъ слуховыхъ пузырьковъ. Позади мѣста образованія этого перваго парахордальнаго зачатка черепа образовалась также путемъ слитія верхнихъ дугъ пара заднихъ парахордальныхъ хрящей (parachordalia posteriora), которые въ свою очередь слились съ передними парахордаліями, образуя вмѣстѣ съ ними и слуховыми капсулами первичный зачатокъ осевого черепа протокраніатъ. Какъ мы видѣли, черепная коробка, окружающая головной мозгъ, образуется у циклостомъ и гнатостомъ различнымъ образомъ у первыхъ она образована только парахордальными элементами, у вторыхъ въ ея образованіи участвуютъ и трабекулы. Поэтому мы имѣемъ полное основаніе думать, что у протокраніатъ черепной коробки, окружающей и защищающей переднюю часть центральной нервной системы не было; во всякомъ случаѣ она не была развита въ передней части черепа. Парахордальный черепъ лежалъ подъ мозгомъ и отчасти, можетъ быть, съ боковъ отъ него, служа ему плотнымъ основаніемъ, не давая этому отдѣлу головы сильно изгибаться и являясь точкой прикрѣпленія для мускуловъ. Какъ мы видѣли, весьма возможно, что у протокраніатъ были развиты трабекулярные хрящи, но эти хрящи не входили въ составъ черепной коробки (ср. рис. 14, Pch. и Tr. cr.). Обонятельныя капсулы (если были развиты, что, какъ мы видѣли, вполнѣ возможно) были парныя и съ осевымъ черепомъ связаны не были (рис. 14). Исходя изъ этого

весьма просто устроеннаго черепа протокраніатъ развился, съ одной стороны, черепъ циклостомъ, съ другой—черепъ гнатостомъ. Не останавливаясь на эволюціи черепа циклостомъ, подробно разобранной нами въ предыдущихъ отдѣлахъ этой работы, отмѣтимъ только ея главныя черты: у циклостомъ парахордальный черепъ образовалъ черепную коробку, при чемъ ростральный отдѣлъ переднихъ парахордалій разросся впередъ и образовалъ парахордальные рожки, затѣмъ и весь передній отдѣлъ черепной коробки. Какъ на отличіе между циклостомами и гнатостомами, укажемъ на фактъ, что у циклостомъ въ головной области произошло прирастаніе дорсальныхъ концовъ переднихъ висцеральныхъ дугъ къ осевому черепу, что придало ему совершенно своеобразный характеръ (рис. 12). Скелетъ органа обонянія въ связи съ измѣненіемъ этого органа сильно спеціализовался, но въ немъ сохранились нѣкоторыя примитивныя черты, напримѣръ, его самостоятельность по отношенію къ осевому черепу. Черты примитивной организаціи сказываются и въ томъ, что въ осевомъ черепѣ циклостомъ существуютъ только слуховая и глазничныя области; затылочная область еще принадлежитъ позвоночнику, а обонятельная и ростральная области не слились еще съ осевымъ черепомъ (ср. рис. 12 и 13).

Что касается до невральнаго черепа гнатостомъ, то онъ эволюировалъ въ другомъ направленіи: онъ является образованіемъ гораздо болѣе полимернымъ, такъ какъ сзади къ парахордальнымъ хрящамъ прирастаютъ еще верхнія дуги позвоночника, которыя образуютъ заднюю часть парахордалій гнатостомъ и, такъ называемый, затылочный отдѣлъ (т. е. отдѣлъ черепа, лежащій позади блуждающаго нерва, рис. 13, Ar. oc.) черепа гнатостомъ. Впереди отъ области переднихъ парахордалій, рострально отъ передняго конца хорды, заложены черепныя перекладины или трабекулы (Tr. cr.), которыя образуютъ передній отдѣлъ черепной коробки гнатостомъ. Какъ мы видѣли, по положенію эти трабекулы не соотвѣтствуютъ переднимъ парахордаліямъ циклостомъ и занимаютъ совершенно иное положеніе по отношенію къ сосѣднимъ частямъ. Такимъ образомъ, передняя часть черепной коробки гнатостомъ образована

иначе, чѣмъ у циклостомъ и на счетъ этого новаго отдѣла невральнаго черепа образовалась передняя (ростральная) часть черепа рыбъ. Къ трабекулярному отдѣлу черепа прирастаютъ съ дорсальной стороны алисфеноидные хрящи и спереди—парныя обонятельныя капсулы (рис. 13, C. nas.). Такимъ образомъ, съ одной стороны, черепъ гнатостомъ состоитъ изъ большого числа входящихъ въ его составъ частей (кромѣ парахордалій и слуховыхъ капсулъ въ составъ его входятъ: затылочный отдѣлъ, трабекулярная область, образующая и rostrum, алисфеноидные хрящи и обонятельныя капсулы); съ другой стороны, съ нимъ не срастаются (по крайней мѣрѣ, у низшихъ гнатостомъ), висцеральныя дуги, и въ этомъ отношеніи онъ является болѣе примитивнымъ, чѣмъ черепъ циклостомъ.

Мы въ предшествующемъ отдѣлѣ подробно разобрали вопросъ о строеніи осевого черепа предковъ современныхъ позвоночныхъ (протокраніатъ); теперь намъ надо коснуться вопроса о строеніи туловищной части осевого скелета протокраніатъ, т. е. объ ихъ позвоночникѣ. Вопросъ о первичномъ строеніи позвоночника предковъ современныхъ позвоночныхъ подвергся, какъ извѣстно, весьма обстоятельной обработкѣ въ новой сравнительно-анатомической литературѣ, и сводку результатовъ этой работы, дополненную собственными изслѣдованіями, мы находимъ у Шауинсланда [1]) (1905). Судя по этимъ изслѣдованіямъ, строеніе позвоночника протокраніатъ было весьма примитивнымъ. Весьма интересно, что по даннымъ новѣйшихъ авторовъ, занимавшихся морфологіей позвоночника, строеніе этой системы органовъ у циклостомъ представляется весьма примитивнымъ, и эта простота организаціи едва ли можетъ быть объяснена какъ резуль-

[1]) Лично я не изслѣдовалъ спеціально строенія позвоночника, и поэтому принужденъ довольствоваться литературными данными: мнѣ думается, что переизслѣдованіе вопроса о первичномъ строеніи позвоночника является весьма желательнымъ. Пока такое переизслѣдованіе не произведено, я буду держаться, главнымъ образомъ, выводовъ, къ которымъ какъ на основаніи собственныхъ изслѣдованій, такъ и на основаніи очень большого литературнаго матеріала пришелъ Шауинсландъ.

татъ вторичнаго упрощенія. Мы имѣемъ полное основаніе думать, что у циклостомъ, а въ частности у миногъ, сохранились многія черты строенія позвоночника протокраніатъ (Шауинсландъ, 1905).

Сравнивая позвоночникъ циклостомъ съ позвоночникомъ низшихъ гнатостомъ и ихъ эмбріоновъ, мы можемъ съ большой долей вѣроятности предположить, что функціонирующимъ осевымъ скелетомъ ихъ общихъ предковъ (протокраніатъ) была chorda dorsalis, стоявшая, по всей вѣроятности, приблизительно на той же высотѣ развитія, которую мы находимъ у миногъ, т. е. представлявшая собой круглый стержень, состоявшій изъ сильно вакуолизированныхъ клѣтокъ; снаружи хорда была одѣта двумя оболочками хордальнаго происхожденія, а именно внутренней волокнистой и наружной эластической. Какъ спереди, такъ и сзади хорда кончалась заостренными концами: спереди въ области infundibulum, сзади въ концѣ протоцеркальнаго хвостового плавника. У современныхъ миногъ, какъ извѣстно, развиты только верхнія дуги позвоночника, при чемъ на каждый сегментъ приходится двѣ верхнихъ дуги, передняя и задняя, расположенныя такимъ образомъ, что онѣ раздѣляютъ двигательные корешки спинномозговыхъ нервовъ отъ чувствующихъ: мы имѣемъ здѣсь типичное диплоспондильное строеніе, выраженное въ верхнихъ дугахъ позвоночника.

Изслѣдованія Шауинсланда (1905) показываютъ, что у Holocephali и Chondrostei, т. е. у тѣхъ представителей низшихъ рыбъ, у которыхъ не развиты тѣла позвонковъ, верхнія дуги расположены такъ же по отношенію къ міосептамъ, межсегментальнымъ сосудамъ и спинномозговымъ корешкамъ, какъ у миногъ: другими словами, и здѣсь верхнія дуги расположены по тому же первично-диплоспондильному типу. То же расположеніе дугъ мы находимъ и у эмбріоновъ селахій, и въ болѣе или менѣе видоизмѣненномъ видѣ у другихъ рыбъ. Если сопоставимъ эти данныя относительно строенія и расположенія верхнихъ дугъ у миногъ и гнатостомъ, то мы увидимъ, что расположеніе ихъ въ обѣихъ группахъ одно и то же, т. е. другими словами, что диплоспондильное строеніе позвоночника (поскольку оно

выражается въ верхнихъ дугахъ) есть признакъ примитивный, по всей вѣроятности, унаслѣдованный отъ общихъ предковъ тѣхъ и другихъ, т. е. отъ протокраніатъ. Противъ этого какъ будто говоритъ тотъ фактъ, что у миксинъ и бделлостомъ нѣтъ верхнихъ дугъ позвоночника: это состояніе можно бы было счесть за болѣе примитивное, чѣмъ то, которое мы наблюдаемъ у миногъ. Признавая, что переизслѣдованіе вопроса о морфологіи позвоночника циклостомъ является въ высшей степени желательнымъ, я, однако, думаю, что едва ли состояніе у миксинъ и бделлостомъ можно признать за примитивное. Если бы мы приняли это толкованіе, то сходство въ расположеніи верхнихъ дугъ и въ ихъ отношеніяхъ къ нервнымъ сосудамъ и т. д., которое несомнѣнно существуетъ между миногами и гнатостомами, осталось бы безъ объясненія. Поэтому, болѣе вѣроятнымъ мнѣ представляется предположеніе, что диплоспондилизмъ верхнихъ дугъ миногъ и гнатостомъ унаслѣдованъ ими отъ протокраніатъ, а что отсутствіе верхнихъ дугъ у миксиноидъ есть явленіе дегенеративнаго характера. Напомню, что нѣкоторыя части жабернаго скелета миксинъ несомнѣнно дегенерировали. У гнатостомъ мы, кромѣ верхнихъ дугъ, находимъ диплоспондильныя нижнія дуги и ребра: ни тѣхъ ни другихъ образованій пока въ группѣ циклостомъ не найдено, и намъ приходится предположить, что и у протокраніатъ ихъ не было развито: въ такомъ случаѣ эти образованія развились у ближайшихъ предковъ гнатостомъ. Такимъ образомъ, мы приходимъ къ заключенію, что осевой скелетъ протокраніатъ былъ построенъ весьма просто: онъ состоялъ изъ хорды, съ ея типичными оболочками, и ряда диплоспондильныхъ верхнихъ дугъ, простиравшихся отъ n. vagus до конца хвоста. Чтобы покончить съ туловищнымъ скелетомъ, замѣтимъ, что въ хвостовой области былъ развитъ непарный плавникъ протоцеркальнаго типа, переходившій въ спинной плавникъ; плавникъ этотъ поддерживался плавниковыми лучами, которые, какъ показываютъ новѣйшія изслѣдованія И. И. Шмальгаузена (1913), не представляютъ собой дериватовъ осевого скелета.

Висцеральный скелетъ.

Разобравъ вопросъ объ осевомъ скелетѣ предковъ современныхъ позвоночныхъ, намъ предстоитъ сравнить висцеральный скелетъ циклостомъ съ висцеральнымъ скелетомъ гнатостомъ, и на основаніи такого сравнительнаго изученія попытаться возстановить строеніе висцеральнаго скелета ближайшихъ предковъ тѣхъ и другихъ, а затѣмъ ихъ болѣе отдаленныхъ общихъ предковъ, т. е. протокраніатъ. При этомъ мы исходимъ изъ высказаннаго нами уже въ первой части этой работы основного положенія о гомологичности висцеральныхъ дугъ циклостомъ и гнатостомъ. Мои личныя наблюденія надъ положеніемъ зачатковъ висцеральнаго скелета и мускулатуры у миноги и акулъ на раннихъ стадіяхъ развитія убѣдили меня въ томъ, что отношенія между этими зачатками совершенно сходны у тѣхъ и другихъ и, поэтому, я примыкаю къ мнѣнію А. Дорна, т. е. признаю, что висцеральныя дуги циклостомъ и гнатостомъ суть гомологичныя образованія. Я не могу, какъ мы увидимъ ниже, идти далѣе за Дорномъ и признать, что висцеральный скелетъ циклостомъ развился изъ висцеральнаго скелета гнатостомъ.

Въ первой части этой работы мы пришли къ выводу, что ротовой скелетъ миноги, т. е. та сложно построенная часть висцеральнаго скелета, которая лежитъ впереди отъ первой жаберной щели, развилась изъ дорсальныхъ отдѣловъ пяти висцеральныхъ дугъ, вентральные участки которыхъ въ большей или меньшей степени атрофировались. Но если этотъ отдѣлъ скелета миноги дѣйствительно представляетъ собой измѣненныя висцеральныя дуги, то мы, необходимо, приходимъ къ заключенію, что у предковъ циклостомъ эти дуги до перемѣны ихъ функціи и превращенія ихъ въ элементы ротового скелета типа круглоротыхъ были настоящими жаберными дугами, подобными заднимъ жабернымъ дугамъ, т. е., другими словами, мы должны признать, что между ними лежали жаберныя щели и что вдоль нихъ проходили жаберные сосуды, нервы и т. д.,—словомъ, что

здѣсь помѣщался предслуховой участокъ жабернаго аппарата. По меньшей мѣрѣ здѣсь было 4 жаберныхъ щели, а именно гомологи гіоидной или спиракулярной щели, закладывающейся и у зародышей миногъ (1-ая преджаберная щель) и еще трехъ преджаберныхъ щелей (ср. А. Н. Сѣверцовъ, 1916, стр. 93, 94) (2-ой—4-ой). Это положеніе не есть гипотеза, а совершенно необходимое слѣдствіе изъ тѣхъ результатовъ, къ которымъ мы пришли относительно морфологическаго значенія парныхъ элементовъ ротового скелета миногъ. Интересно, что мы не только можемъ сказать, что эти части ротового скелета (1-ая—5-ая преджаберныя дуги миногъ) суть висцеральныя дуги, но что, примѣняя принципъ гомодинаміи, мы также необходимо приходимъ къ выводу, что онѣ представляютъ видоизмѣненія нѣкотораго спеціализованнаго циклостомнаго типа висцеральныхъ дугъ, т. е., другими словами, что онѣ перемѣнили функціи въ той стадіи филогенетической эволюціи, когда висцеральный скелетъ предковъ миногъ уже спеціализовался и получилъ форму жаберной рѣшетки. Дѣйствительно, мы находимъ въ этой области продольныя эпи- и гипотрематическія хрящевыя перемычки между дугами, отсутствующія у гнатостомъ и столь характерныя для жаберной рѣшетки миногъ. Эти связи существуютъ (рис. 11 въ текстѣ) между 1-ой и 2-ой (proc. styloideus) преджаберными дугами (эпитрематическая связь), 2-ой и 3-ей преджаберными дугами (эпитрематическая связь и гипотрематическій выростъ), 3-ей и 4-ой преджаберными дугами (эпитрематическая связь). На основаніи существованія этихъ связей мы приходимъ къ выводу, что тѣ вымершія формы краніатъ, изъ которыхъ развились миноги, имѣли въ предслуховой области жаберную рѣшетку, состоявшую, по меньшей мѣрѣ, изъ пяти дугъ (рис. 12, A. pr. br. 1—5), связанныхъ продольными эпитрематическими (рис. 12, C. ept.), гипотрематическими (C. hpt.) и вентральными (C. v) хрящевыми комиссурами, подобно тому какъ связаны между собой у современныхъ миногъ дуги собственно жабернаго аппарата.

Въ настоящее время у миногъ кольцевидный ротовой хрящъ поддерживаетъ зубы ротовой воронки и служитъ

для присасыванія. Тотъ типъ питанія, который существуетъ у миногъ и миксинъ могъ выработаться у нихъ, очевидно, только послѣ преобразованія цѣлаго ряда частей передняго отдѣла жабернаго скелета, первоначально связанныхъ въ сплошную жаберную рѣшетку, въ свободно подвижныя ротовыя части: при этомъ нѣкоторыя изъ связей между дугами редуцировались, другія (напр. подглазничная дужка) развились прогрессивно; самыя дуги въ извѣстныхъ отдѣлахъ своихъ (вентральныхъ) атрофировались, а остав-

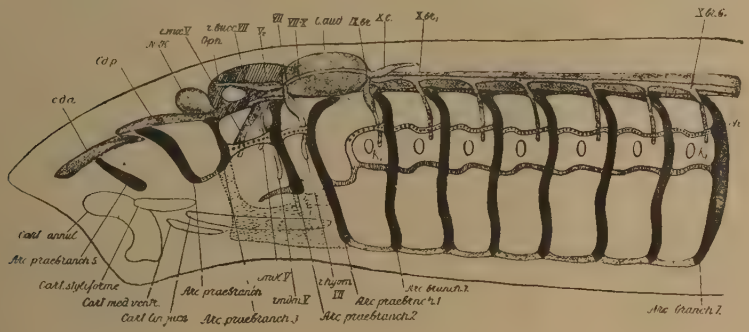


Рис. 11.

Схема, представляющая строеніе черепа, висцеральнаго скелета и нервовъ взрослой миноги. На схему нанесены части, которыя присутствуютъ у личинокъ, но не развиты у взрослаго животнаго, какъ то: субхордальная связь между первой жаберной и первой преджаберной дугами и вентролатеральный хрящъ; части эти обведены пунктирными линіями. Висцеральныя дуги обозначены чернымъ цвѣтомъ; субхордальныя связи—рядами бѣлыхъ точекъ по черному фону; эпитрематическія перемычки—черными точками по бѣлому фону; гипотрематическія перемычки—вертикальной штриховкой; вентральныя перемычки и гомодинамныя имъ вентро-латеральная пластинка—прерывистой горизонтальной штриховкой. Сравненіе этой схемы съ рис. 1, 15 и 17 первой части этой работы (см. 1-й вып., I т. „Архивъ А. Г. и Э.“) показываетъ вполнѣ положеніе частей висцеральнаго скелета въ передней области головы и гомодинамію отдѣльныхъ элементовъ этого скелета.

шіяся части стали толще и массивнѣе (рис. 11). Но до этого преобразованія передней части жаберной коробки въ элементы ротового скелета типа циклостомъ первичный ротовой скелетъ непосредственныхъ предковъ миногъ могъ помѣщаться только впереди оть жабернаго, т. е. впереди отъ пятой пары преджаберныхъ висцеральныхъ дугъ миноги. Мы едва ли можемъ предположить, что этотъ скелетъ былъ сложно построенъ и состоялъ изъ подвижныхъ частей скелета, служащихъ для захватыванія пищи,

т. е. изъ того или другого типа челюстей. Такъ какъ преджаберные элементы скелета гнатостомъ редуцировались въ большей степени, чѣмъ преджаберные элементы миногъ и миксинъ, то мы имѣемъ мало основаній думать, что у нихъ сохранились рудименты первичнаго ротового скелета протокраніатъ. Но у циклостомъ, гдѣ преджаберные элементы не атрофировались, а видоизмѣнились (миноги), этотъ первичный ротовой скелетъ протокраніатъ могъ сохраниться и превратился въ околоротовой скелетъ современныхъ миногъ и миксинъ. Однако, рѣшить вопросъ о томъ, какъ былъ устроенъ этотъ первичный околоротовой скелетъ предковъ циклостомъ довольно трудно.

На основаніи литературныхъ данныхъ (Паркеръ, 1883, Говардъ Эйерсъ и Джексонъ, 1901) я полагаю, что околоротовые хрящи *Bdellostoma* (labial cartilage Говарда Эйерса и Джексона), образующіе границу рта, гомологичны околоротовому кольцу миноги, такъ что можно предположить, что они представляютъ очень древнее образованіе, развившееся изъ первичнаго околоротового аппарата протокраніатъ. Строеніе ротового скелета ланцетника и общее сходство его съ ротовымъ кольцомъ миногъ и поддерживающими щупальцы губными хрящами миксинъ приводятъ къ предположенію, что у протокраніатъ было околоротовое кольцо (рис. 14, Cart. ann.), можетъ быть, со щупальцами (cirri), и что у миногъ (рис. 11) и миксинъ это околоротовое кольцо сохранилось, видоизмѣнившись благодаря измѣненію способа питанія.

Аналогія съ ланцетникомъ даетъ возможность предположить, что способъ питанія протокраніатъ былъ, такъ сказать, пассивнымъ, т. е. что околоротовой скелетъ (скелетное кольцо съ cirri) служилъ для того, чтобы держать ротовое отверстіе открытымъ, а что пищевыя частицы попадали въ глотку, благодаря току воды вызванному рѣсничками выстилавшими ротовую полость. Измѣненіе въ способѣ питанія у предковъ циклостомъ состояло въ томъ, что нѣкоторыя части передняго отдѣла жабернаго скелета измѣнили свою функцію и сдѣлались подвижными ротовыми частями; въ связи съ этимъ изъ эктодермиче-

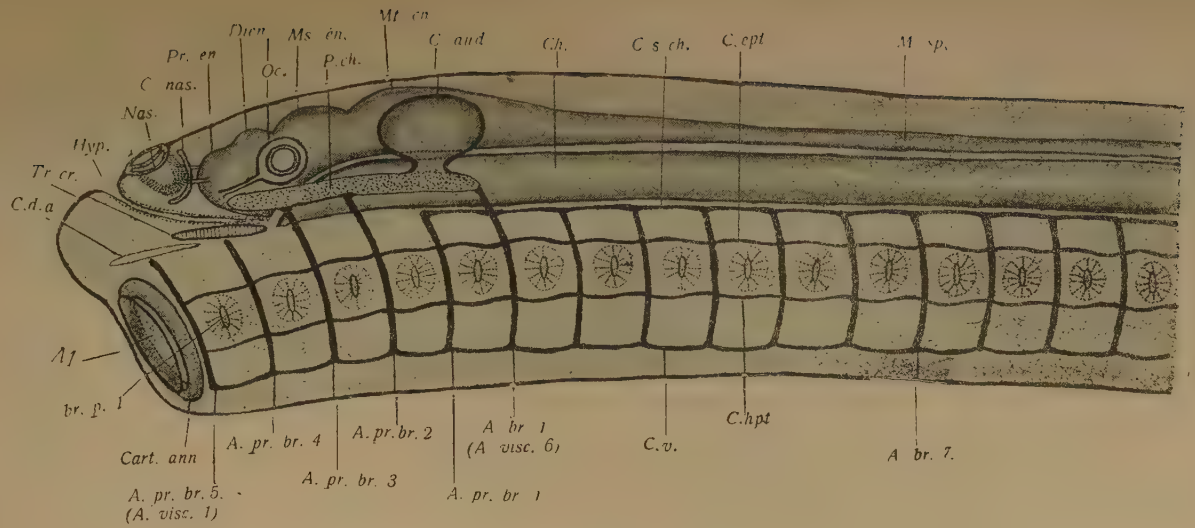


Рис. 12.

Схема, представляющая строеніе центральной нервной системы, органовъ высшихъ чувствъ и хрящевого скелета передней части тѣла предковъ современныхъ циклостомъ. Въ головномъ мозгу были уже намѣчены главные отдѣлы мозга современныхъ циклостомъ, т. е. prosencephalon (Pr. en.), diencephalon (Di. en.), mesencephalon (Ms. en.), epencephalon (на рисункѣ не виденъ) и metencephalon (Mt. en.). Существовали парныя обонятельныя ямки (Nas.), сближенныя другъ съ другомъ и съ гипофизомъ; глаза (Oc.) были въ общемъ построены по тому же типу, какъ у современныхъ позвоночныхъ, т. е. имѣли инвертированную ретину и эктодермическій хрусталикъ; въ слуховомъ пузырькѣ были развиты два полукружныхъ канала. Теменные глаза на схему не нанесены. Хорда (Ch.) доходила до infundibulum; черепной скелетъ былъ представленъ только парахордальными элементами (P. ch.), которые образовали не вполнѣ замкнутую черепную коробку (neurocranium), съ которой срослись слуховыя капсулы (C. aud.). Обонятельныя капсулы (C. nas.) лежали впереди отъ невральнаго черепа и еще не срослись съ нимъ. Часть скелета, гомологичная трабекуламъ гнатостомъ (cartilago dorsalis posterior, Tr. cr.), лежала впереди черепной коробки и въ составъ neurocranium не входила. Ротовой скелетъ былъ представленъ хрящевымъ ротовымъ кольцомъ (Cart. ann.), непосредственно позади котораго начинался жаберный аппаратъ. У предковъ циклостомъ были развиты энтодермическіе жаберные мѣшки, открывавшіеся наружу жаберными щелями, которыхъ было не менѣе 17-ти (заднія жаберныя щели не изображены). Въ собственно головной области, впереди отъ уха, находились четыре жаберныхъ щели, изъ которыхъ передняя (br. p. 1) открывалась непосредственно позади 1-ой жаберной дуги, вблизи околоротового кольца. 5-я жаберная щель помѣщалась приблизительно на границѣ между головой и туловищемъ, но морфологически уже принадлежала головѣ. Жаберный скелетъ былъ представленъ жаберными дугами (A. pr. br 1—A. pr. br. 5, A. br. 1—A. br. 7 и т. д.), которыя другъ съ другомъ были соединены типичными для циклостомъ продольными хрящевыми перемычками: commissurae subchordales (C. s. ch.), epitrematicae (C. ept.), hypotrematicae (C. hpt.) и ventrales (C. v.), и образовали жаберную рѣшетку того же типа, какъ у современныхъ миногъ. Впереди отъ жаберной щели и дуги n. glossopharyngei (рис. 11. Arc. branch. 1, K. IX br.), т. е. въ передней части головы находилось пять жаберныхъ дугъ (A. pr. br. 1—A. pr. br. 5), между которыми лежали функціонирующія жаберныя щели. Эти жаберныя дуги были соединены другъ съ другомъ продольными хрящевыми перемычками, такъ что и въ этой части жабернаго скелета была развита типичная жаберная рѣшетка: 3-я и 4-я дуги висцеральнаго скелета, считая спереди (A. pr. br. 2, A. pr. br. 3), были сращены съ черепомъ.

ской выстилки ротового впячиванія развились роговые зубы и части ротового скелета стали массивнѣе; далѣе измѣнилась ихъ форма, жаберные мускулы дифференцировались и превратились въ мышцы ротового скелета и т. д.; другими словами, способъ питанія изъ пассивнаго сталъ активнымъ, т. е. животное стало само находить свою добычу, ранить ее и т. д. Но при всемъ этомъ сложномъ рядѣ измѣненій у циклостомъ первичный, ротовой скелетъ протокраніатъ сохранился (рис. 12, Cart. ann.), но измѣнилъ свое строеніе и осложнился присоединеніемъ цѣлаго ряда частей передняго отдѣла висцеральнаго скелета (рис. 11). У гнатостомъ, у которыхъ передній отдѣлъ висцеральнаго скелета редуцировался въ гораздо болѣе значительной степени, чѣмъ у циклостомъ, этотъ первичный, собственно ротовой скелетъ, атрофировался вполнѣ и замѣнился частями висцеральнаго скелета, лежащими далеко позади (1-ой и 2-ой преджаберными дугами) (рис. 14). Вотъ наиболѣе вѣроятныя предположенія относительно первичнаго ротового скелета протокраніатъ, которыя можно сдѣлать при современномъ состояніи нашихъ свѣдѣній. Относительно этой гипотезы объ эволюціи первичнаго ротового скелета предковъ современныхъ позвоночныхъ, я считаю нужнымъ отмѣтить, что, по моему мнѣнію, вопросъ этотъ недостаточно разработанъ [1]).

Непосредственно позади первичнаго околоротового скелета ближайшихъ предковъ современныхъ циклостомъ начиналась ихъ жаберная рѣшетка. Въ передней части головы до области слуховой капсулы, мы смогли возстановить существованіе пяти висцеральныхъ дугъ, которыя мы обозначили какъ преджаберныя (дуги n. n. facialis, trigemini II, trigemini I, рис. 12, A. pr. br. 1—A. pr. br. 5, ср. рис. 15).

[1]) Для того, чтобы имѣть большія основанія для гипотезы о строеніи первичнаго ротового скелета общихъ предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ, необходимо подробно сравнить части околоротового скелета миногъ, миксинъ и бделлостомъ другъ съ другомъ и съ элементами ротового скелета Acrania, что до сихъ поръ, къ сожалѣнію, не сдѣлано.

У предковъ циклостомъ эти дуги были функціонировавшими жаберными дугами, т. е. между ними лежали жаберные мѣшки типа циклостомъ (рис. 12, p. br. 1—7), съ характерными для нихъ внутренними жаберными лепестками, кровеносными сосудами, нервами, мускулами и т. д., подобные тѣмъ жабернымъ мѣшкамъ, которые лежали позади ихъ (въ жаберной области современныхъ циклостомъ); между дугами были развиты типичныя продольныя хрящевыя комиссуры [1]), т. е. гипохордальныя (C. sch.), эпитрематическія (C. ept.), гипотрематическія (C. hpt.) и вентральныя (C. v.) комиссуры (рис. 12). Весьма возможно, что эта передняя часть скелета жабернаго аппарата была сращена съ черепомъ, т. е., что связь 1-ой жаберной, 2-ой и 3-ей преджаберныхъ дугъ съ осевымъ черепомъ, которую мы наблюдаемъ у современныхъ миногъ, унаслѣдована ими отъ ихъ непосредственныхъ предковъ (рис. 12). Что касается до самыхъ дугъ, то онѣ представляли собой тонкіе, по всей вѣроятности, болѣе или менѣе изогнутые нерасчлененные хрящевые стержни, занимавшіе поверхностное положеніе.

Число жаберныхъ дугъ предковъ циклостомъ было, во всякомъ случаѣ, не меньше двѣнадцати, но по всей вѣроятности ихъ было больше. Какъ мы увидимъ при разборѣ вопроса о строеніи жабернаго аппарата предковъ современныхъ циклостомъ, мы имѣемъ данныя предполагать, что въ жаберномъ аппаратѣ ихъ произошла редукція

[1]) Я думаю, что эти комиссуры были развиты и у предковъ миксинъ и редуцировались въ теченіе эволюціоннаго процесса. Вопросъ этотъ недостаточно разобранъ въ литературѣ, но существованіе подглазничной дужки и нѣкоторыхъ другихъ продольныхъ связей въ висцеральномъ скелетѣ миксинъ едва ли можетъ быть объяснено другимъ образомъ. Въ настоящее время висцеральный скелетъ миксинъ, вслѣдствіе сдвиганія жаберныхъ мѣшковъ назадъ, настолько редуцированъ, что отъ первичнаго строенія жаберной рѣшетки остались только слѣды, но основное сходство между жабернымъ аппаратомъ миногъ и миксинъ заставляетъ предполагать и сходство въ строеніи ихъ жабернаго скелета. Подробный разборъ этого вопроса я откладываю до того времени, когда мнѣ удастся подвергнуть личному изслѣдованію висцеральный скелетъ миксинъ, такъ какъ данныхъ имѣющихся въ литературѣ для рѣшенія этихъ вопросовъ не хватаетъ.

на заднемъ концѣ, т. е., что атрофировалось нѣсколько жаберныхъ мѣшковъ, лежавшихъ позади 7-го жабернаго мѣшка миногъ (рис. 12); если это было такъ, то весьма вѣроятно, что у этихъ жаберныхъ мѣшковъ былъ висцеральный скелетъ, который у современныхъ формъ почти совсѣмъ атрофировался. Такими чертами мы можемъ охарактеризовать весьма полимерный висцеральный скелетъ—жаберную рѣшетку—ближайшихъ предковъ циклостомъ. Схема рис. 12 иллюстрируетъ наше представленіе о немъ.

Такимъ образомъ, эти предки миногъ были многожаберныя Marsipobranchia, отличавшіяся отъ современныхъ циклостомъ тѣмъ, что у нихъ былъ просто устроенный ротовой скелетъ и гораздо большее число сегментовъ жабернаго аппарата, т. е. по крайней мѣрѣ четыре предслуховыхъ жаберныхъ мѣшка и не менѣе 10—13 заслуховыхъ (*Bdellostoma polytrema*). При эволюціи, которая закончилась превращеніемъ этихъ формъ въ современныхъ миногъ, четыре предслуховыхъ жаберныхъ щели закрылись, жаберные мѣшки атрофировались, а жаберный скелетъ частью атрофировался, частью развился прогрессивно (ср. рис. 11-й и 12-й) и превратился въ сложный ротовой скелетъ миногъ. Заднія жаберныя щели и ихъ скелетъ тоже подверглись атрофіи. Очень трудно высказаться относительно непарныхъ дорсальныхъ и вентральныхъ элементовъ ротового скелета циклостомъ. Мы указали на вѣроятность гомологіи между заднимъ дорсальнымъ хрящемъ миноги и trabeculae cranii Gnathostomata. Мы не знаемъ, что представляетъ передній дорсальный хрящъ, т. е. не можемъ найти для него ни гомологичныхъ частей у другихъ низшихъ животныхъ, ни гомодинамныхъ элементовъ среди лежащихъ позади скелетныхъ частей миноги.

Разобравъ вопросъ относительно строенія висцеральнаго скелета непосредственныхъ предковъ циклостомъ, намъ надо обратиться къ вопросу о строеніи висцеральнаго скелета тѣхъ формъ, отъ которыхъ произошли и циклостомы и гнатостомы, т. е. гипотетическихъ прото-

краніатъ и для этого приходится остановиться на нѣкоторыхъ особенностяхъ висцеральнаго скелета низшихъ гнатостомъ, главнымъ образомъ, селахій. Намъ предстоитъ прежде всего разобрать вопросъ о томъ, имѣемъ ли мы указанія на то, что у предковъ Gnathostomata были жаберныя щели и дуги въ передней (предчелюстной) области головы. Мы знаемъ, что у низшихъ Gnathostomata, напримѣръ, у семи-и шестижаберныхъ Protoselachii, висцеральный скелетъ передней части головы (сравнительно съ задней частью жабернаго аппарата) менѣе измѣненъ, чѣмъ у циклостомъ: у *Heptanchus* и *Hexanchus* въ гіоидной и челюстной дугахъ легко найти цѣлый рядъ признаковъ, благодаря которымъ ихъ приходится признать за видоизмѣненныя жаберныя дуги. Такимъ образомъ, у *Heptanchus* мы находимъ девять функціонирующихъ висцеральныхъ дугъ, изъ которыхъ семь заднихъ сохранили свою первоначальную функцію, а двѣ переднія, т. е. гіоидная (рис. 13, A. pr. br. 1) и челюстная (рис. 13, A. pr. br. 2), превратились въ части ротового скелета. Мы знаемъ, что у остальныхъ Elasmobranchii произошла редукція заднихъ жаберныхъ дугъ: у *Chlamydoselache* и *Hexanchus* ихъ шесть, а у большинства акулъ пять. Но уже давно указывалось, что у предковъ Gnathostomata были нѣкогда развиты, по крайней мѣрѣ, двѣ предчелюстныхъ висцеральныхъ дуги, и новѣйшія изслѣдованія строенія и развитія передней части головы различныхъ Gnathostomata подтверждаютъ это предположеніе.

Гегенбауромъ (1872) было высказано мнѣніе, что губные хрящи Elasmobranchii представляютъ собой двѣ предчелюстныхъ дуги (ср. рис. 13, A. pr. br. 3—4). Позднѣе были даны различныя другія толкованія этихъ образованій: ихъ сравнивали съ наружными жаберными дугами (extrabranchialia, Паркеръ, 1878) съ остатками сосущаго рта (Бальфуръ 1882) и, наконецъ, съ cirri (Поллардъ, 1894, 1895). Подробно переизслѣдованы эти образованія были К. Фюрбрингеромъ (1903), который нашелъ ихъ, какъ постоянныя образованія, почти у всѣхъ Selachoidei и отмѣтилъ, что гомологи ихъ встрѣчаются и въ другихъ группахъ рыбъ, а именно у Ganoidei и Teleostei. Склоняясь къ толкованію Гегенбаура, онъ, однако, не

рѣшается высказаться вполнѣ опредѣленно за признаніе губныхъ хрящей гомодинамами висцеральныхъ дугъ и оставляетъ вопросъ открытымъ. Воскобойниковъ (1909) въ своей интересной и обширной работѣ „Развитіе висцеральнаго скелета костистыхъ рыбъ“ находитъ основанія признать, что у предковъ Teleostomi были развиты двѣ предчелюстныхъ дуги. Хрящевые элементы этихъ дугъ въ значительной степени редуцированы [1]), а покровныя кости, бывшія на нихъ, сохранились въ видѣ praemaxilla и maxilla. Эти кости представляютъ собой остатки дорсальныхъ отдѣловъ отъ двухъ предчелюстныхъ дугъ, а предчелюстная связка, по его мнѣнію, представляетъ собой остатокъ вентральнаго отдѣла 1-ой предчелюстной дуги. Воскобойниковъ предполагаетъ далѣе, что os dentale представляетъ собой сложный элементъ, сросшійся изъ двухъ отдѣловъ, передняго и задняго; задній онъ считаетъ принадлежащимъ къ максиллярной дугѣ, передній — къ премаксиллярной. Очень интереснымъ фактомъ, говорящимъ въ пользу гипотезы, что у предковъ Gnathostomata существовали предчелюстныя висцеральныя дуги, является наблюденіе Воскобойникова, что между челюстной и 1-ой предчелюстной дугой закладывается ясно видная жаберная щель; правда, эта щель не прорывается наружу, но на раннихъ стадіяхъ развитія она является вполнѣ подобной остальнымъ жабернымъ щелямъ до ихъ прорыва наружу.

Я также изслѣдовалъ вопросъ о висцеральныхъ дугахъ гнатостомъ и, не вдаваясь въ подробное изложеніе своихъ наблюденій, отмѣчу очень кратко результаты, къ которымъ я пришелъ. Изслѣдованіе жаберныхъ нервовъ (А. Н. Сѣверцовъ, 1911) вполнѣ ясно показало мнѣ, что какъ челюстная, такъ и подъязычная дуги представляютъ собой каждая гомодинамъ одной жаберной дуги. Я отмѣчаю это въ виду того, что различными авторами были высказаны предположенія, что какъ гіоидная (фанъ-Вай, А. Дорнъ), такъ и челюстная дуги представляютъ поли-

[1]) Остатки ихъ сохранились у костистыхъ рыбъ въ видѣ связокъ (Воскобойниковъ).

мерныя образованія, т. е. гомодинамны каждая двумъ висцеральнымъ жабернымъ дугамъ. Мнѣ удалось констатировать, что вдоль каждой жаберной дуги, какъ у Elasmobranchii, такъ и Teleostomi идутъ три жаберныхъ нерва, а именно r. posttrematicus и два r. r. praetrematici—r. praetrematicus externus и r. praetrematicus internus. Весьма интереснымъ является фактъ, что эти типичныя вѣтви идутъ вдоль гіоидной и вдоль челюстной дуги: вдоль гіоидной дуги проходятъ r. r. praetrematici externus и internus n. glossopharyngei и r. posttrematicus n. facialis, вдоль челюстной дуги r. r. praetrematici externus и internus n. facialis и r. posttrematicus n. trigemini (r. mandibularis). Но при этомъ оказывается, что у акулъ вдоль задняго верхняго губного хряща идетъ отъ r. maxillaris нервная вѣтвь, которая чрезвычайно напоминаетъ r. praetrematicus externus жаберныхъ нервовъ: этотъ фактъ несомнѣнно говоритъ въ пользу мнѣнія о висцеральномъ (жаберномъ) характерѣ этой части скелета. Мнѣ кажется, что сумма извѣстныхъ въ настоящее время фактовъ, а именно положеніе, расчлененіе и форма губныхъ хрящей эласмобранхій, присутствіе рудиментарной жаберной щели впереди отъ челюстной дуги (Teleostei, Воскобойниковъ), расположеніе нервовъ этой области (r. praetrematicus externus n. trigemini), строеніе и взаимныя отношенія костей и связокъ этой области у Teleostei (Воскобойниковъ)—все это говоритъ за то, что впереди отъ челюстной дуги, въ эпоху, когда она функціонировала еще въ качествѣ жаберной дуги, были, по крайней мѣрѣ, еще двѣ жаберныхъ дуги (рис. 13, A. pr. br. 3 и A. pr. br. 4), между которыми была еще жаберная щель, т. е. мы приходимъ къ тому же первичному типу строенія висцеральнаго скелета предковъ современныхъ позвоночныхъ, къ которому пришли на основаніи изслѣдованія циклостомъ, т. е. къ положенію, что у предковъ гнатостомъ ротъ находился далѣе впереди [1]), чѣмъ у современныхъ формъ и былъ ограниченъ иными

[1]) Мы здѣсь имѣемъ въ виду морфологическія отношенія, а не топографическое положеніе.

элементами висцеральнаго скелета, чѣмъ у теперешнихъ рыбъ. Впереди отъ первой жаберной щели современныхъ рыбъ (щели n. glossopharyngei) между ней и ртомъ у ихъ предковъ находились, по крайней мѣрѣ, четыре жаберныхъ дуги раздѣленныхъ между собой жаберными щелями (рис. 13): изъ этихъ четырехъ дугъ двѣ переднихъ (3-я и 4-я преджаберныя дуги) (A. pr. br. 3 и A. pr. br. 4) въ сильной степени атрофировались и превратились у селахій въ губные хрящи, а двѣ заднихъ (1-я и 2-я преджаберныя дуги) (A. pr. br. 1 и A. pr. br. 2) измѣнили свое строеніе, развились прогрессивно и превратились въ челюстную и подъязычную дугу гнатостомъ. Кромѣ того, есть данныя, на основаніи которыхъ мы можемъ предположить, что позади 7-й жаберной дуги у *Heptanchus* у предковъ гнатостомъ существовала, по крайней мѣрѣ, еще одна (8-я) висцеральная дуга (Браусъ, 1906). Такимъ образомъ, жаберный скелетъ предковъ современныхъ гнатостомъ былъ значительно болѣе полимеренъ, чѣмъ у современныхъ формъ: мы въ немъ находимъ, по крайней мѣрѣ, 8 жаберныхъ и 4 преджаберныхъ, а всего 12 висцеральныхъ дугъ.

Но, несмотря на это основное сходство первичнаго строенія, между висцеральнымъ аппаратомъ циклостомъ и гнатостомъ существуютъ весьма существенныя различія, къ которымъ намъ и надо обратиться. Мы знаемъ, что у циклостомъ жаберныя дуги представляютъ собой нерасчлененные хрящевые стержни, связанные между собой описанными нами субхордальными и эпи- и гипотрематическими и вентральными продольными перемычками. Мы знаемъ также, что связи эти развиваются въ теченіе онтогенеза и что первоначально жаберныя дуги циклостомъ представляютъ собой нерасчлененныя дужки. У низшихъ гнатостомъ жаберныя дуги расчленены каждая на четыре отдѣла, а именно (идя отъ дорсальной стороны къ вентральной), pharyngo-, epi-, cerato- и hypobranchialia. На основаніи данныхъ онтогенеза, съ большой долей вѣроятности, можно предположить, что это расчлененіе есть явленіе вторичное и что у предковъ Gnathostomata были

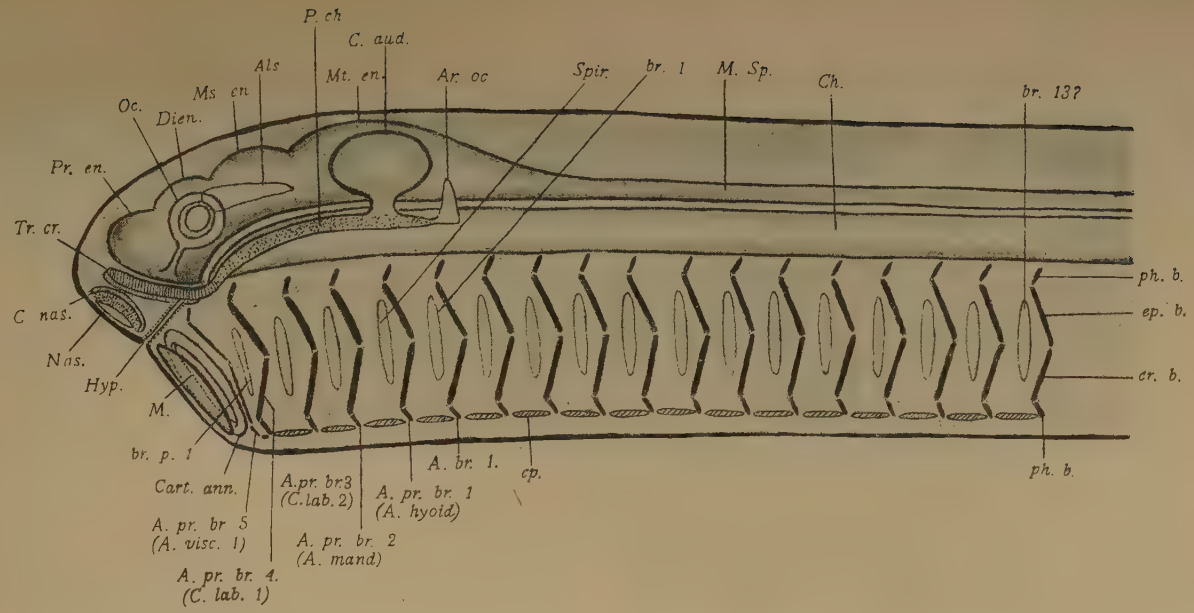


Рис. 13.

Схема, представляющая строеніе центральной нервной системы, органовъ высшихъ чувствъ и хрящевого скелета передней части тѣла предковъ современныхъ гнатостомъ. Въ головномъ мозгу были развиты тѣ же отдѣлы, что у современныхъ формъ (ср. рис. 12), но прогрессивное развитіе мозга пошло нѣсколько дал е, чѣмъ у п едковъ миногъ; то же можно сказать и относительно степени развитія органовъ зрѣнія и слуха; органъ обоянія былъ пред тавленъ не сближенными другъ съ другомъ парными обонятельными ямками (Nas.), окруженными хрящевыми носовыми капсулами (C. nas.); хорда (Ch.) доходила до infundibulum cerebri; черепная коробка (neurocranium) была образована парахордальнымъ отдѣломъ (P. ch.) черепа, къ которому спереди приросла прехордальная трабекулярная часть (Tr. cr.), а сзади—затылочный отдѣлъ черепа (Ar. oc.), образованный верхними дугами позвоночника, приросшими къ че е у позади n. vagus. Ротовое кольцо вступило на путь редукціи (Cart. ann.); непосредственно позади его точно такъ же, какъ у предковъ циклостомъ, начинался жаберный аппаратъ. Жаберн ыхъ щелей было около 17-ти (br. p. 1—Spir., br. 1—br. 13), причемъ четыре переднихъ жаберныхъ щели (br p. 1—Spir.) приходились на переднюю часть головы. Всѣ жаберныя дуги были расчленены на pharyngobranchialia (ph. b.), epibranchialia (ep. b.), ceratobranchialia (cr. b.), hypobranchialia (hp. b.). Дорсальныя связи между висперальными дугами предковъ гнатостомъ на схемѣ не изображены. Точно также были расчленены на pharyngo-, epi-, cerato-, и hypobranchialia и передніе жаберныя дуги предковъ гнатостомъ, т. е. гомологи гіоидной (A. pr. br. 1=A. hyoid.), челюстной (A. pr. br. 2=A. mand.), 2-го губного хряща (A. pr. br. 3=C. lab. 2) и 1-го губного хряща (A. pr. br. 4=C lab. 1) акуловыхъ рыбъ; самая передняя висперальная дуга (A. br. dr. 5=A. visc. 1) у современныхъ формъ редуцировалась. Вентрально всѣ дуги предковъ гнатостомъ были соединены другъ съ другомъ посредствомъ copulae (basibranchialia) (cp.)

нерасчлененныя жаберныя дуги. Но при этомъ мы должны поставить вопросъ о томъ, какимъ образомъ были построены висцеральныя дуги предковъ Gnathostomata на стадіи эволюціи, когда челюстная и подъязычная дуги еще не измѣнили функціи и были еще настоящими жаберными дугами. Обыкновенно считаютъ вслѣдъ за Гегенбауромъ, что строеніе челюстной дуги (состоящей у Selachii изъ двухъ отдѣловъ: дорсальнаго, — palatoquadratum, и вентральнаго, — Меккелевъ хрящъ) и гіоидной (hyomandibulare и hyoideum) представляетъ собой болѣе первичное строеніе, чѣмъ строеніе типичныхъ жаберныхъ дугъ, расчлененныхъ на четыре отдѣла. Но, повидимому, есть указанія на то, что расчлененіе переднихъ висцеральныхъ дугъ на типичныя четыре части произошло раньше, чѣмъ измѣнилась функція подъязычной и челюстной дугъ. Лутеръ (Luther, 1909) нашелъ въ гіоидной дугѣ *Stegostoma tigrinum* маленькій хрящъ, который онъ считаетъ за рудиментарный дорсальный элементъ этой дуги, т. е. за pharyngo-hyale. Этотъ элементъ существуетъ и у *Galeus*. Я нашелъ его также у этой формы [такъ же, какъ одинъ изъ моихъ учениковъ, А. Кривецкій (1917), подробно изслѣдовавшій висцеральный скелетъ Elasmobranchii] и думаю, что едва ли можно дать иное толкованіе, чѣмъ то, которое далъ ему Лутеръ. Кромѣ того, у молодого *Heptanchus* я (такъ же, какъ К. Фюрбрингеръ, 1903) нахожу маленькій хрящикъ на вентральномъ концѣ hyoideum, который трудно признать за что либо, какъ не за hypohyale, гомодинамное hypobranchialia позади лежащихъ дугъ. У *Hexanchus cinereus* сначала Уайтъ (White, 1895), затѣмъ К. Фюрбрингеръ (1903) находятъ съ вентральной стороны между челюстной и подъязычной дугой парные хрящи; аналогичные хрящи найдены были и у нѣкоторыхъ другихъ акулъ (*Scymnus*, *Scyllium*, *Pristiurus*). К. Фюрбрингеръ предполагаетъ, что здѣсь, можетъ быть, мы имѣемъ дѣло съ измѣненными лучами челюстной дуги. Я видѣлъ эти образованія у *Hexanchus* и нахожу, что такъ какъ они находятся глубоко въ тканяхъ, то очень трудно предположить, чтобы это были жаберные лучи: трудно представить себѣ, какъ и зачѣмъ такіе жаберные лучи, прежде чѣмъ сдѣлаться рудиментар-

ными, углубились въ мускулы. Но по положенію и формѣ эти образованія у *Hexanchus* гораздо болѣе сходны съ hypobranchialia, чѣмъ съ чѣмъ либо другимъ, и если ихъ не признали за таковыя, то, мнѣ кажется, мѣшало этому только предвзятое мнѣніе о простотѣ строенія челюстной дуги. Изслѣдуя строеніе висцеральнаго скелета *Heptanchus*, я пришелъ къ выводу, что такъ называемое basihyale этой формы есть сложный элементъ, который содержитъ въ себѣ copula между гіоидной дугой и первой жаберной (basihyale) и copula между мандибулярной и гіоидной дугами (basimandibulare). Въ такомъ случаѣ совершенно естественно предположить, что это basimandibulare соединялось съ челюстной дугой посредствомъ пары hypobranchialia, въ данномъ случаѣ пары hyomandibularia. Но описываемые хрящики *Hexanchus* занимаютъ именно то положеніе, которое должны бы занимать hyomandibularia, и мнѣ кажется, что намъ приходится признать ихъ за таковыя. Какъ извѣстно, существуетъ рудиментарная copula между концами челюстныхъ дугъ, найденная К. Фюрбрингеромъ у *Chlamydoselache*. Это образованіе можно признать за copula между челюстной и 1-й предчелюстной дугой (ср. рис. 13). Если мы примемъ предложенное мной толкованіе только что изложенныхъ фактовъ, то мы придемъ къ положенію, что у акулъ существуютъ рудименты слѣдующихъ элементовъ жабернаго скелета: pharyngo-hyalia [1]) *(Stegostoma, Mustelus, Galeus)*, hypohyalia *(Heptanchus)*, hyoman-

[1]) Въ своей послѣдней работѣ М. М. Воскобойниковъ (1914) считаетъ, что hyomandibulare большинства акулъ и скатовъ представляетъ собой pharyngo-mandibulare. Онъ отмѣчаетъ при этомъ (стр. 69), что если spiraculum дѣйствительно представляетъ жаберную щель, то этой предлагаемой имъ гомологизаціи нельзя принять, и предполагаетъ, что spiraculum есть вторичное образованіе и соотвѣтствуетъ дорсальнымъ впячиваніямъ глоточной стѣнки, развивающимся у скатовъ. Такъ какъ изслѣдованіе развитія спиракулярной щели у скатовъ и у акулъ показало мнѣ, что она совершенно несомнѣнно есть дорсальная часть жаберной щели между челюстной и гіоидной дугами, и такъ какъ расположеніе нервовъ этой области не согласуется съ гипотезой Воскобойникова, то я не могу присоединиться къ ней и считаю hyomandibulare за часть гіоидной дуги, а именно за гомодинамъ epibranchiale (epihyale).

dibularia *(Hexanchus)*, а также basihyale и basimandibulare *(Chlamydoselache)*. Если мы представимъ себѣ состояніе, когда эти рудиментарныя части переднихъ висцеральныхъ дугъ были нормально развиты и функціонировали, то мы придемъ къ выводу, что у предковъ Gnathostomata на стадіи, когда у нихъ подъязычная, челюстная и двѣ предчелюстныхъ дуги были еще жаберными дугами (arcus praebranchiales 1—4), эти дуги были расчленены по тому же типу, какъ жаберныя дуги современныхъ гнатостомъ. Подъязычная дуга расчленялась на pharyngohyale, epihyale (hyomandibulare [1]) акулъ), ceratohyale (hyoideum акулъ) и hypohyale; въ челюстной дугѣ мы находимъ гомологи epimandibulare (palatoquadratum), ceratomandibulare (cart. *Meckeli*) и hypomandibulare [2]).

Въ первой предчелюстной дугѣ (2-мъ губномъ хрящѣ) мы находимъ только два отдѣла (соотвѣтствующіе epi-i-cerato-branchialia), во второй предчелюстной дугѣ (2-мъ губномъ хрящѣ) только одинъ элементъ (epibranchiale). Были ли эти дуги (3-я и 4-я преджаберныя дуги, рис. 13. A. pr. br. 3, 4) вполнѣ расчленены по тому же типу, какъ позади ихъ лежащія дуги, сказать, конечно, трудно, но скорѣе можно предположить, что да, такъ какъ расчлененіе на два отдѣла въ нихъ было несомнѣнно. На основаніи этихъ соображеній мы приходимъ къ весьма интереснымъ для уразумѣнія филогеніи Gnathostomata положеніямъ, а именно: 1) что непосредственными предками Gnathostomata были формы, у которыхъ ротовое отверстіе лежало впереди отъ области, гдѣ оно открывается теперь [3]) и было ограни-

[1]) См. Кривецкій, 1917.

[2]) Мои изслѣдованія привели меня къ заключенію, что proc. palatobasalis акулъ былъ мѣстомъ первичнаго причлененія челюстной дуги къ черепу.

[3]) Во избѣжаніе недоразумѣній, я долженъ оговорить, что я признаю полную гомологію ротового отверстія циклостомъ, гнатостомъ и протокраніатъ—это одно и то же ротовое отверстіе, которое у циклостомъ сохранило свое первоначальное положеніе или даже можетъ быть сдвинулось впередъ, а у гнатостомъ сдвинулось назадъ.

чено частями скелета, лежавшими впереди отъ 2-й предчелюстной (4-й преджаберной) дуги; 2) что у этихъ Prognathostomata впереди отъ 1-й жаберной щели современныхъ рыбъ, т. е. щели n. glossopharyngei, были, по крайней мѣрѣ, три жаберныхъ щели и четыре жаберныхъ дуги, т. е., по меньшей мѣрѣ, 10 жаберныхъ щелей и 11 жаберныхъ дугъ (рис. 14). Въ этихъ отношеніяхъ предки Gnathostomata были, повидимому, сходны съ предками Cyclostomata, организацію которыхъ мы въ предыдущемъ пытались возстановить. Но они сильно отличались отъ предковъ циклостомъ въ томъ отношеніи, что въ ихъ жаберномъ скелетѣ уже на этой ранней стадіи, когда гіоидная, мандибулярная и предчелюстная дуги были еще настоящими жаберными дугами, эти дуги были расчленены по тому же типу, какъ у современныхъ Gnathostomata, на четыре части каждая.

Слѣдовательно, у ближайшихъ предковъ низшихъ рыбъ, отъ которыхъ произошли всѣ современныя гнатостомы, весь висцеральный скелетъ былъ построенъ изъ сравнительно большого числа однородныхъ дугъ, изъ которыхъ каждая состояла изъ четырехъ подвижно сочлененныхъ другъ съ другомъ элементовъ, а именно изъ pharyngo-, epi-, cerato и hypobranchiale.

Рядъ этихъ дугъ начинался непосредственно позади ротового отверстія, которое первично было ограничено околоротовымъ кольцомъ типа протокраніатъ (рис. 13 Cart ann.). Между всѣми жаберными дугами (рис. 13) открывались жаберныя щели и такимъ образомъ не только заслуховая область, но и предслуховая область (A. pr. br. 1—A. pr. br. 5) являлись функціонирующими отдѣлами жабернаго аппарата; предслуховая область была пронизана, по крайней мѣрѣ, тремя (а можетъ быть и четырьмя, рис. 13) жаберными щелями. Всѣ дуги съ вентральной стороны были связаны другъ съ другомъ посредствомъ copulae (рис. 13, cop.), лежавшихъ дорсально отъ сердца и брюшной

аорты. Число жаберныхъ сегментовъ было довольно велико: во всякомъ случаѣ не менѣе 12, а по всей вѣроятности гораздо болѣе (рис. 13). Наиболѣе существеннымъ изъ измѣненій висцеральнаго скелета протокраніатъ, при превращеніи ихъ въ предковъ гнатостомъ, мы должны признать расчлененіе дугъ, связанное, по всей вѣроятности, съ эволюціей органовъ дыханія, т. е. съ развитіемъ эктодермическихъ жабръ, расположенныхъ кнаружи отъ висцеральныхъ дугъ. Благодаря именно этому расчлененію, развился (послѣ атрофіи первичнаго ротового кольца) изъ 2-ой и 3-ей преджаберныхъ дугъ челюстной и подъязычный аппараты, приспособленные уже не къ пассивному, а къ активному питанію посредствомъ захватыванія и кусанія добычи, т. е., другими словами, развился совершенно новый способъ питанія. Весьма вѣроятно, что развитіе именно этого аппарата (оказавшагося впослѣдствіи въ высшей степени пластичнымъ) въ значительной степени опредѣлило дальнѣйшую прогрессивную эволюцію гнатостомъ.

У циклостомъ мы нашли типичную жаберную рѣшетку и является вопросъ, не было ли такой рѣшетки у предковъ гнатостомъ. Воскобойниковъ, подробно разобравшій этотъ вопросъ, далъ на него утвердительный отвѣтъ и призналъ, что жаберная рѣшетка представляетъ собой исходную форму жабернаго скелета позвоночныхъ (1909).

Но въ своихъ очеркахъ по бранхіомеріи позвоночныхъ (1914) онъ видоизмѣнилъ свою гипотезу 1909 г. Основная мысль гипотезы, которую Воскобойниковъ (1909) противополагалъ Гегенбауровской гипотезѣ висцеральныхъ дугъ, состояла въ томъ, что первично жаберный скелетъ предковъ рыбъ слагался изъ дугъ, связанныхъ между собой дорсально (посредствомъ pharyngo — s. interbranchialia) и вентрально, т. е. представлялъ собой хрящевую жаберную рѣшетку, которая первично не была связана съ осевымъ скелетомъ. Теперь онъ думаетъ, что каждая дуга на своемъ дорсальномъ концѣ давала направленный впередъ отростокъ, который связывалъ ее съ лежащей впереди дугой. Эти дорсальныя связи у предковъ гнатостомъ первично были образованы выростами epibranchialia. У этихъ формъ не

было хрящевыхъ жаберныхъ лучей, и не было pharyngobranchialia, т. е. элементовъ, лежащихъ дорсально отъ дорсальныхъ межжаберныхъ связей. При послѣдующей эволюціи висцеральнаго аппарата развились хрящевые жаберные лучи, поддерживающіе жаберные лепестки, и наиболѣе дорсально лежащій жаберный лучъ въ дальнѣйшемъ измѣнилъ свою функцію и превратился въ подвѣсокъ жаберной дуги, въ pharyngobranchiale. Сравнивая дорсальный отдѣлъ висцеральнаго скелета (жаберной рѣшетки) Gnathostomata съ жаберной рѣшеткой Cyclostomata, Воскобойниковъ склоненъ гомологизировать дорсальныя связи Gnathostomata (отростки epibranchialia) съ субхордальными связями циклостомъ (Воскобойниковъ I, II, 1914, стр. 157—166), признавая, что дорсальный конецъ жаберной дуги миноги соотвѣтствуетъ дорсальному концу epibranchiale акуловыхъ рыбъ (жаберныхъ лучей, а, слѣдовательно, и pharyngobranchialia у Cyclostomata, по его мнѣнію, нѣтъ). Съ этой гомологизаціей, какъ мнѣ кажется, едва ли можно согласиться.

Какъ извѣстно, у гнатостомъ (это видно и на рисункахъ Воскобойникова) выносящія жаберныя артеріи, несущія кровь изъ жабръ къ аортѣ, проходятъ кнаружи (латерально) отъ интерметамерныхъ связей, соединяющихъ дорсальные концы epibranchialia. Выносящія жаберныя артеріи у миногъ проходятъ кнутри (медіально) отъ субхордальной связи, т. е. субхордальная связь занимаетъ совершенно иное положеніе по отношенію къ главнымъ жабернымъ сосудамъ, чѣмъ интерметамерныя связи Gnathostomata. Мы знаемъ, что приносящіе и выносящіе жаберные сосуды суть образованія чрезвычайно древнія, и сходное расположеніе ихъ не только у Cyclostomata и Gnathostomata, но и у болѣе низко стоящихъ хордатъ едва ли можно объяснить иначе какъ единствомъ происхожденія. Если мы предположимъ, какъ то дѣлаетъ Воскобойниковъ, что субхордальныя связи циклостомъ гомологичны интерметамернымъ связямъ Gnathostomata, то мы должны будемъ принять, что эти связи существовали у общихъ предковъ тѣхъ и другихъ; въ такомъ случаѣ мы должны будемъ предполо-

жить, что у этихъ общихъ предковъ (Protocraniata) arteriae efferentes проходили либо медіально (типъ Cyclostomata), либо латерально (типъ Gnathostomata) отъ интерметамерныхъ хрящевыхъ перемычекъ. Если мы предположимъ первое, то мы должны будемъ также предположить, что всѣ arteriae efferentes въ теченіе эволюціи Gnathostomata прошли сквозь хрящевыя интерметамерныя перемычки, чтобы расположиться съ наружной стороны жаберныхъ дугъ. Мы не имѣемъ никакихъ основаній думать, что такое странствованіе цѣлаго ряда сосудовъ сквозь цѣлый рядъ хрящевыхъ перекладинъ дѣйствительно произошло, такъ какъ не имѣемъ абсолютно никакихъ доказательствъ того, что такой процессъ когда либо совершился. При обратномъ предположеніи, что исходнымъ является строеніе типичное для гнатостомъ, мы должны предположить такое же странствованіе сосудовъ въ обратномъ направленіи, въ пользу чего мы опять таки не имѣемъ никакихъ доказательствъ. Кромѣ того, положеніе субхордальныхъ связей миногъ и связей между жаберными дугами рыбъ по отношенію къ другимъ сосѣднимъ органамъ (хордѣ, нервамъ и т. д.) совершенно различное: субхордальныя связи развиваются въ непосредственной близости хорды, интерметамерныя далеко отъ нея, что также не говоритъ въ пользу ихъ гомологизаціи. У акуловыхъ рыбъ, какъ я убѣдился посредствомъ препаровки, r. pharyngei жаберныхъ нервовъ проходятъ медіально отъ интерметамерныхъ связей; у миногъ же никакіе нервы, даже тѣ, которые иннервируютъ медіальную сторону жаберныхъ мѣшковъ, не проходятъ медіально отъ гипохордальныхъ связей. Всѣ эти факты говорятъ противъ гомологизаціи дорсальныхъ связей между жаберными дугами циклостомъ и гнатостомъ, и мы должны, какъ мнѣ кажется, отказаться отъ такой гомологизаціи и признать, что указанныя дорсальныя межжаберныя связи образовались въ обѣихъ группахъ совершенно независимо другъ отъ друга и въ разныхъ мѣстахъ, и суть, слѣдовательно, образованія негомологичныя.

Въ своей работѣ о костистыхъ рыбахъ Воскобойниковъ (1909) чрезвычайно остроумно выводитъ строеніе

и расположеніе копулъ гнатостомъ изъ соединенія двухъ вентральныхъ рѣшетокъ такого же типа, какъ у пескоройки (стр. 317—336), и можно было бы на основаніи этихъ соображеній попытаться произвести копулярный аппаратъ гнатостомъ изъ вентральной части жаберной рѣшетки циклостомъ. Какъ видно изъ схемъ на стр. 423, Воскобойниковъ не становится на эту точку зрѣнія и признаетъ, что у предковъ циклостомъ и гнатостомъ жаберныя дуги были несвязаны другъ съ другомъ и что вентральныя связи циклостомъ и копулярный аппаратъ гнатостомъ развились независимо другъ отъ друга. Такъ какъ у циклостомъ сердце лежитъ съ дорсальной стороны отъ вентральныхъ связей и приносящія жаберныя артеріи проходятъ медіально отъ нихъ, а у гнатостомъ сердце находится съ дорсальной стороны отъ копулярнаго аппарата и жаберныя приносящія артеріи проходятъ латерально отъ дугъ и гипобранхіалій, то я прихожу къ тому же выводу и принимаю, что жаберный аппаратъ общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ (протокраніатъ) былъ представленъ системой несвязанныхъ между собой ни дорсально, ни вентрально висцеральныхъ дугъ нерасчлененныхъ на отдѣльные членики [1]). По всей вѣроятности, эти дужки

[1]) Такимъ образомъ, я схожусь съ извѣстной частью первоначальныхъ выводовъ Воскобойникова (1909 г.), но не могу принять его послѣдней гипотезы о жаберной рѣшеткѣ, какъ исходной формѣ для висцеральнаго аппарата циклостомъ и гнатостомъ (Воскобойниковъ, 1914). Воскобойниковъ (1909) принималъ, что у предковъ современныхъ черепныхъ позвоночныхъ жаберныя дуги на дорсальныхъ и вентральныхъ концахъ кончались развилками: судя по схемамъ, приведеннымъ въ „очеркахъ по branхіомеріи позвоночныхъ“, онъ теперь отказывается отъ этого взгляда (по крайней мѣрѣ, поскольку это касается дорсальныхъ концовъ дугъ, т. к. о вентральныхъ концахъ онъ въ этой работѣ ничего не говоритъ). Повидимому, къ этому взгляду онъ былъ приведенъ своей гипотезой о interbranchialia, которую онъ теперь оставилъ. Я лично не вижу необходимости въ признаніи такихъ развилокъ. Я отмѣтилъ свои несогласія съ нѣкоторыми изъ положеній М. М. Воскобойникова, что, конечно, не мѣняетъ моего мнѣнія о цѣнности этихъ изслѣдованій, самыхъ обширныхъ (675 стр.) работъ о висцеральномъ аппаратѣ, которыя мы имѣемъ за послѣднее время.

точно такъ же, какъ у пескоройки, были тонкими и гибкими образованіями.

Вѣроятно, у безчерепныхъ предковъ позвоночныхъ метамерія жаберныхъ дугъ соотвѣтствовала первичной мезомеріи и невромеріи; но очень трудно сказать, сохранилось ли это соотвѣтствіе даже у протокраніатъ. Очень возможно, что съ развитіемъ черепа и капсулъ органовъ чувствъ это первичное соотвѣтствіе уже нарушилось. Опредѣляя строеніе висцеральнаго скелета ближайшихъ предковъ циклостомъ (Protocyclostomata) и гнатостомъ (Protognathostomata), мы попутно намѣтили основныя черты строенія висцеральнаго скелета ихъ общихъ предковъ, т. е. первичныхъ черепныхъ позвоночныхъ (Protocraniata), такъ что я думаю строеніе этого отдѣла скелета въ общемъ выяснилось читателю. Чтобы не вдаваться въ повторенія, я теперь коротко резюмирую полученные нами результаты и попытаюсь дать картину строенія всего скелета протокраніатъ.

Мы можемъ сказать, что протокраніаты (рис. 14) были свободно жившими водными животными съ очень просто построеннымъ (олигометамернымъ) невральнымъ черепомъ и полиметамернымъ висцеральнымъ скелетомъ, начинавшимся непосредственно позади первичнаго ротового скелета, построеннаго по типу околоротового кольца.

Осевой скелетъ протокраніатъ въ туловищной области состоялъ изъ хорды съ двумя оболочками хордальнаго происхожденія, на которой сидѣли верхнія дуги позвоночника; очень возможно, что на каждый сегментъ тѣла приходились двѣ верхнихъ дуги, т. е. что позвоночникъ былъ построенъ по диплоспондильному типу. Невральный черепъ былъ образованъ только парахордаліями (рис. 14, P. ch.), т. е. элементами сегментальнаго происхожденія, гомодинамными нѣкоторому числу верхнихъ дугъ позвоночника; число склеротомовъ, на счетъ которыхъ образуется парахордальная часть черепа, не велико: по обычному счету, въ образованіи его принимали участіе пять сегментовъ (рис. 14). Если у протокраніатъ были скелетныя образованія, соотвѣтствующія трабекуламъ (а, какъ мы видѣли, съ извѣстной долей вѣроятности можно это пред-

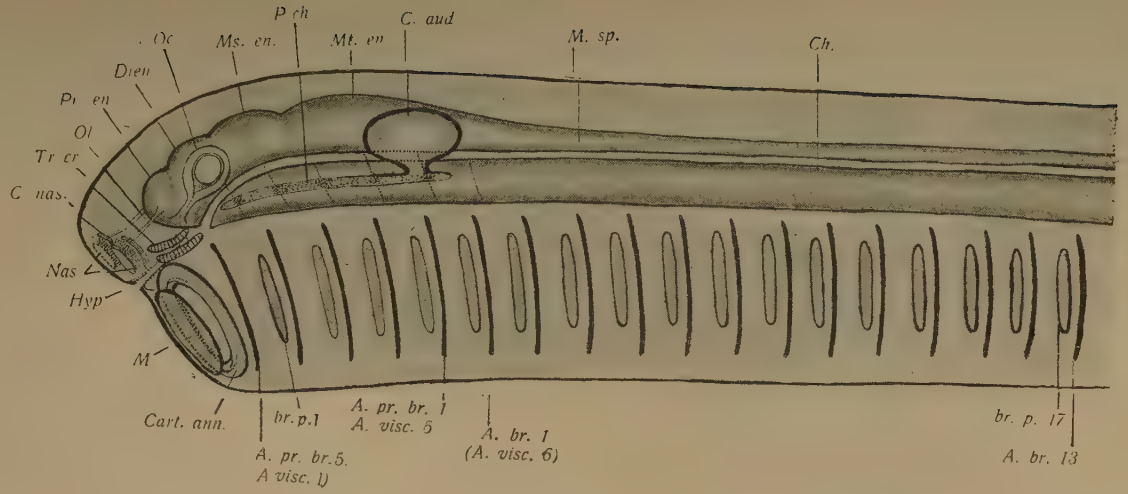


Рис. 14.

Схема, представляющая строеніе центральной нервной системы, органовъ высшихъ чувствъ и хрящевого скелета передней части тѣла общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, т. е. протокраніатъ. Въ центральной нервной системѣ уже ясно намѣчены признаки прогрессивной эволюціи: головной мозгъ раздѣленъ на prosencephalon (Pr. en.), diencephalon (Di. en.), mesencephalon (Ms. en.), metencephalon (Mt. en.) и epencephalon, но въ немъ сохранилось еще первичное расчлененіе на энцефаломеры. Neurocranium представленъ былъ только парахордальнымъ черепомъ (P. ch.), происшедшимъ изъ сравнительно небольшого числа головныхъ сегментовъ. Трабекулы еще не входили въ составъ невральнаго черепа и лежали впереди отъ него (Tr. cr.). Были развиты хрящевыя слуховыя капсулы (C. aud.), сросшіяся съ парахордальнымъ черепомъ, и еще не соединенныя съ нимъ парныя обонятельныя капсулы. Метамерія головной мезодермы была выражена въ сегментальныхъ головныхъ мускулахъ, представлявшихъ полный рядъ соматическихъ мускульныхъ сегментовъ головы, изъ которыхъ три переднихъ уже вступили въ отношенія къ глазу (міосепты головныхъ міотомовъ обозначены на рисункѣ пунктирными линіями). Органы обоняния существовали въ видѣ парныхъ обонятельныхъ ямокъ (Nas.); въ инвертированныхъ глазахъ (Oc.) былъ развитъ эктодермическій хрусталикъ, въ слуховомъ пузырькѣ — полукружные каналы. Ротъ (M.) былъ окруженъ ротовымъ кольцомъ (Cart. ann.), позади котораго открывалась первая жаберная щель (br. p. 1). Всего жаберныхъ щелей было не менѣе 17-ти (br. p. 1—br. p. 17). Между каждой парой щелей помѣщалась тонкая хрящевая нерасчлененная жаберная дужка (A. br., A. pr br.): на область головы приходилось пять жаберныхъ дужекъ (A. pr. br. 1—A. pr. br. 5), на задній (туловищный) отдѣлъ жабернаго аппарата 13 дужекъ (A. br. 1—A. br. 13).

положить), то эти трабекулы лежали впереди отъ черепной коробки (рис. 14, Tr. cr.) и не были съ ней сращены. Слуховыя капсулы, сращенныя съ осевымъ черепомъ, и, по всей вѣроятности, парныя, не связанныя съ невральнымъ черепомъ обонятельныя капсулы были хорошо развиты. Черепъ кончался впереди отъ n. vagus; образованій соотвѣтствующихъ ростральному скелету гнатостомъ, повидимому, не было.

Мы имѣемъ полное основаніе думать, что весь висцеральный скелетъ общихъ предковъ всѣхъ современныхъ черепныхъ позвоночныхъ состоялъ изъ сравнительно большого числа одинаково устроенныхъ хрящевыхъ висцеральныхъ дугъ, лежавшихъ между жаберными щелями; начинался онъ непосредственно позади ротового отверстія (рис. 14, A. pr. br. 5 = A. visc. 1). Жаберныя дужки представляли собой тонкія нерасчлененныя хрящевыя палочки, несвязанныя другъ съ другомъ хрящевыми перемычками, жаберной рѣшетки у предковъ гнатостомъ, по всей вѣроятности, не было.

Что касается до числа жаберныхъ дужекъ, то, по всей вѣроятности, оно было довольно велико: результаты изслѣдованія и циклостомъ и низшихъ гнатостомъ (Selachii) даютъ намъ близкія цифры, а именно мы приходимъ къ выводу, что у протокраніатъ было не менѣе 12 жаберныхъ дужекъ. Но мы имѣемъ основанія думать, что это число въ дѣйствительности было больше, такъ какъ, по всей вѣроятности, у современныхъ формъ исчезло нѣкоторое число жаберныхъ щелей позади 7-ой жаберной щели миногъ и нотиданидъ (*Heptanchus*). По крайней мѣрѣ, строеніе жабернаго аппарата *Bdellostoma* ясно указываетъ на это; хотя жаберный скелетъ этихъ формъ въ значительной степени редуцировался, но мы имѣемъ всѣ основанія предполагать, что у предковъ циклостомъ онъ былъ развитъ. Какъ мы видѣли, есть указанія и на то, что у предковъ гнатостомъ были жаберныя щели и ихъ скелетъ въ области позади послѣдней жаберной щели нотиданидъ. Въ передней части головы, впереди отъ дужки n. glossopharyngei находилось у протокраніатъ, по крайней мѣрѣ, пять жаберныхъ дугъ, между которыми были развиты жаберныя щели.

Мы имѣемъ полное основаніе думать, что у протокраніатъ (точно такъ же, какъ у непосредственныхъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ) эти переднія жаберныя дуги (A. pr. br. 1—A. pr. br. 5) были подобны заднимъ жаберным дугамъ и функціонировали какъ скелетъ органовъ дыханія, т. е. жаберныхъ щелей, находившихся между ними. Впереди отъ первой жаберной дужки протокраніатъ (5-ой преджаберной современныхъ формъ) находился собственно ротовой скелетъ, который, по всей вѣроятности, представлялъ собой нѣчто въ родѣ околоротового кольца (рис. 14, Cart. ann.). Весьма возможно, что вокругъ него были расположены щупальцы, имѣвшія свои скелетныя оси.

Изложенные здѣсь выводы относительно осевого и висцеральнаго скелета общихъ предковъ современныхъ черепныхъ позвоночныхъ я попытался выразить на прилагаемыхъ схемахъ рис. 12—14: само собой разумѣется, что это только схемы, т. е. рисунки, наглядно представляющіе опредѣленные гипотетическіе выводы, а не реконструкціи тѣхъ или иныхъ гипотетическихъ анцестральныхъ формъ.

Исходя изъ только что охарактеризованнаго нами типа висцеральнаго скелета протокраніатъ, эволюція пошла въ двухъ различныхъ направленіяхъ. У предковъ циклостомъ развились внутренніе жаберные мѣшки съ энтодермическими жабрами и соотвѣтственно этому жаберныя дужки сохранили поверхностное положеніе и остались нерасчлененными, но зато соединились другъ съ другомъ продольными хрящевыми комиссурами и образовали сложно построенную жаберную рѣшетку, изъ которой развился висцеральный скелетъ современныхъ циклостомъ.

У предковъ гнатостомъ развился иной типъ дыханія (а именно жабры расположились кнаружи отъ висцеральныхъ дугъ) и въ связи съ этимъ каждая жаберная дуга расчленилась на четыре типичныхъ знакомыхъ намъ отдѣла, подвижно сочлененные другъ съ другомъ, и образовалась жаберная рѣшетка совершенно иного типа, чѣмъ у циклостомъ. Въ зависимости отъ этихъ измѣненій эволюція ротового скелета и собственно жабернаго аппарата у циклостомъ и у гнатостомъ пошла по различнымъ

путямъ. Мы должны въ заключеніе отмѣтить одинъ общій выводъ, вытекающій изъ всего предшествующаго разбора вопроса объ эволюціи скелета циклостомъ и гнатостомъ: мы видимъ, что, исходя изъ сравнительно очень простого типа (протокраніаты), эволюція скелета и циклостомъ и гнатостомъ шла въ прогрессивномъ направленіи, но по дивергирующимъ путямъ.

Мускулатура.

Мускулатура циклостомъ до сихъ поръ сравнительно мало принималась въ соображеніе при разсмотрѣніи вопроса о положеніи циклостомъ въ системѣ и о строеніи общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, а между тѣмъ она представляетъ весьма большой интересъ именно въ этомъ отношеніи. Общій планъ строенія мускульной системы циклостомъ тотъ же, что у гнатостомъ, но мускулатура ихъ сохранила гораздо болѣе чертъ примитивнаго строенія.

Соматическая мускулатура. Гистологическое строеніе соматическихъ мускуловъ циклостомъ, какъ показали изслѣдованія Маурера (1894, 1906), сохранило весьма примитивный характеръ: міотомы состоятъ изъ мускульныхъ лентъ (т. е. мускульныхъ элементовъ перваго порядка), которыя только на своей периферіи распадаются на мускульныя волокна (мускульные элементы второго порядка). Такое строеніе даже у низшихъ гнатостомъ встрѣчается лишь на эмбріональной фазѣ развитія, такъ какъ во взрослomъ состояніи мускульныя ленты у нихъ цѣликомъ замѣняются мускульными волокнами.

Въ качествѣ чертъ примитивной организаціи соматической туловищной мускулатуры миногъ, мы можемъ привести еще слѣдующіе признаки: во-первыхъ, форму міосептъ, которая въ общемъ проще, чѣмъ у гнатостомъ, т. е. міосепты менѣе рѣзко изогнуты (они имѣютъ приблизительно форму полумѣсяца), и во-вторыхъ, тотъ фактъ, что соматическая мускулатура не подраздѣлена на дорсальный и вентральный отдѣлы, что встрѣчается, какъ извѣстно, у всѣхъ гнатостомъ.

Мускулатура непарнаго плавника построена соотвѣтственно строенію самого плавника весьма примитивно, а мускулатуры парныхъ плавниковъ совсѣмъ нѣтъ. Какъ извѣстно, Дорнъ и его послѣдователи объясняли отсутствіе парныхъ конечностей у циклостомъ ихъ атрофіей. Ни въ анатоміи, ни въ исторіи развитія циклостомъ мы не находимъ указаній на существованіе у циклостомъ какихъ либо рудиментовъ скелета, мускуловъ или нервовъ парныхъ конечностей, и, такъ какъ и въ другихъ системахъ органовъ мы не видимъ указаній на то, что циклостомы произошли отъ выше ихъ стоящихъ формъ (гнатостомъ) снабженныхъ конечностями, то мы не имѣемъ никакихъ основаній предполагать у ихъ предковъ существованіе парныхъ конечностей. Мы приходимъ къ выводу, что циклостомы никогда не имѣли парныхъ плавниковъ и представляютъ собой остатокъ фауны черепныхъ позвоночныхъ, у которыхъ конечности еще не были развиты. Если обозначить гнатостомъ сообразно принимаемой въ настоящее время номенклатурѣ конечностей (ichtyopterigium, cheiropterigium) какъ pterigiata, то циклостомъ (и общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ) мы должны были бы обозначить какъ Vertebrata apterigiata.

Весьма большой интересъ представляетъ строеніе и развитіе головного отдѣла соматической мускулатуры циклостомъ. Наиболѣе полное изслѣдованіе метамеріи головы мы имѣемъ въ прекрасной работѣ Н. К. Кольцова (1901) „Развитіе головы миноги“. По этимъ изслѣдованіямъ, въ головѣ зародышей миноги имѣется непрерывный рядъ вполнѣ ясно выраженныхъ головныхъ сомитовъ, который соотвѣтствуетъ ряду сомитовъ, найденному фанъ Ваемъ у селахій. Передніе три изъ этихъ сомитовъ при дальнѣйшемъ развитіи даютъ глазные мускулы (соматическую мускулатуру передней части головы, п. п. III, IV, VI), т. е. вполнѣ соотвѣтствуютъ тремъ переднимъ головнымъ сомитамъ фанъ Вая. Но у селахій, какъ извѣстно, слѣдующіе сомиты, т. е. сомиты слуховой области, въ большей или меньшей степени атрофируются, между тѣмъ какъ у миноги они превращаются въ міотомы, функціонирующіе и у взрослаго животнаго, а именно въ

1-ый, 2-ой, 3-ій... заушные міотомы головы миноги: эти міотомы представляютъ собой, такимъ образомъ, не туловищные міотомы, вселившіеся въ головную область, а истинные головные міотомы. Съ теоретической точки зрѣнія этотъ фактъ очень важенъ и свидѣтельствуетъ о весьма примитивномъ строеніи головы миногъ, т. к. ни у одного изъ представителей гнатостомъ мы не находимъ полнаго ряда міотомовъ головы развитыхъ и функціонирующихъ во взрослomъ состояніи.

У миноги, какъ извѣстно, имѣются четыре прямыхъ и двѣ косыхъ глазныхъ мышцы, т. е. строеніе въ общемъ сходное съ тѣмъ, что мы находимъ у гнатостомъ; но у нихъ существуетъ весьма интересное отличіе въ иннервації этихъ мышцъ, значеніе котораго только недавно выяснено. Дѣло въ томъ, что n. abducens миноги иннервируетъ не только наружную прямую мышцу глаза, какъ у гнатостомъ, но и нижнюю прямую (m. rectus inferior) [1]); у гнатостомъ эта послѣдняя мышца иннервируется, какъ извѣстно, посредствомъ n. oculomotorius. Кольцовъ (1901) предполагаетъ, что оба эти мускула развиваются изъ третьяго головного сомита и въ этомъ вопросѣ становится на сторону П. Фюрбрингера (1875), который думаетъ, что единственный m. rectus externus Gnathostomata распался у миноги на два мускула. Такое предположеніе казалось потому вѣроятнымъ, что у *Petromyzon Planeri*, а въ особенности у Ammocoetes, оба мускула почти не обособлены другъ отъ друга, и только у *P. marinus* мы замѣчаемъ ясное подраздѣленіе. Недавно Можейко (1912) снова подвергъ этотъ вопросъ обсужденію и пришелъ къ нѣсколько иному выводу, чѣмъ Кольцовъ. По его мнѣнію, rectus inferior миногъ происходитъ изъ сліянія прилежащихъ частей 1-го и третьяго міотомовъ, при чемъ часть, отдѣляющаяся отъ 1-го міотома, отчленяется раньше, чѣмъ въ нее войдутъ волокна n. oculomotorii. Третьяковъ (1915) нашелъ, что m. rectus inferior миноги иннервируется и n. abducens, и вѣтвью n. oculomotorii, что под-

[1]) Это установлено П. Фюрбрингеромъ и подтверждено Корнингомъ.

твержданетъ взглядъ Можейки, такъ что, повидимому, дѣйствительно m. rectus inferior есть продуктъ слитія дериватовъ 1-го и 3-го міотомовъ. Не останавливаясь дольше на этомъ вопросѣ, мы изъ него можемъ сдѣлать слѣдующій весьма цѣнный для насъ выводъ: предки гнатостомъ и циклостомъ отдѣлились другъ отъ друга на стадіи, когда глазные мускулы были гораздо менѣе дифференцированы, чѣмъ у современныхъ формъ, такъ что расчлененіе отдѣльныхъ мускуловъ (въ частности, мускуловъ n. oculomotorii, и n. abducentis) произошло независимо другъ отъ друга у циклостомъ и у гнатостомъ.

Другими словами, глазная мускулатура общихъ предковъ тѣхъ и другихъ, т. е. той группы позвоночныхъ, которыхъ мы обозначаемъ какъ протокраніатъ, была весьма слабо дифференцирована, хотя, судя по развитію глаза и по общему строенію глазныхъ мышцъ миногъ и акулъ, мы можемъ съ большою вѣроятностью предположить, что эти мышцы у нихъ были уже пріурочены къ органу зрѣнія.

Намъ надо разобрать нѣсколько подробнѣе вопросъ о числѣ головныхъ сегментовъ предковъ позвоночныхъ, представляющій, какъ извѣстно, весьма большія трудности. Кольцовъ (1901) приходитъ къ выводу, что граница между головой и туловищемъ у миноги еще не установилась, такъ какъ различные критеріи приводятъ его къ различнымъ результатамъ. Число головныхъ сегментовъ, опредѣляемыхъ по каждому способу, различно, а именно:

по жаберному аппарату	9
по головному мозгу и нервамъ .	5—6
по сомитамъ	3
по скелету	8

Намъ кажется, что едва ли можно согласиться съ этимъ выводомъ: мы напротивъ думаемъ, что задняя граница головы циклостомъ установилась, но что она не совпадаетъ съ задней границей головы гнатостомъ. Мы видѣли, что число сегментовъ висцеральнаго аппарата циклостомъ значительно больше того, которое прини-

маетъ Кольцовъ, но это различіе падаетъ на переднюю часть висцеральнаго аппарата; задняя часть жабернаго аппарата дѣйствительно лежитъ въ туловищной области, но это едва ли можно истолковать въ томъ смыслѣ, что этотъ аппаратъ первично принадлежалъ головѣ и что задняя граница его представляетъ собой заднюю границу головы и можетъ у циклостомъ служить критеріемъ для опредѣленія такой границы. Мы, напротивъ, имѣемъ полное основаніе думать, что жаберный аппаратъ существовалъ на такихъ стадіяхъ филогенетической эволюціи, когда голова позвоночныхъ еще не была дифференцирована, т. е. не были развиты осевой черепъ, головной мозгъ, органы высшихъ чувствъ и т. д., т. е. мы принимаемъ, что жаберный аппаратъ съ его характерными чертами принадлежитъ передней части тѣла протокраніатъ, а не головѣ, какъ таковой. Когда Кольцовъ предполагаетъ, что, судя по сомитамъ, голова миноги содержитъ три сегмента, то онъ считаетъ, повидимому, за типичные головные сегменты тѣ, которые измѣнили свои строенія и функціи и превращаются въ глазныя мышцы. Но надо отмѣтить, что и два слѣдующіе міотома, т. е. 4-ый и 5-ый міотомы головы миноги, также измѣнены подъ вліяніемъ сосѣднихъ принадлежащихъ головѣ органовъ: оба они сильно выросли впередъ и раздѣлились на три отдѣла, т. е. на медіальный, прилежащій къ заднимъ парахордаліямъ пескоройки, и на два латеральныхъ отдѣла, надслуховой и подслуховой. Первый изъ этихъ отдѣловъ атрофируется въ теченіе жизни личинки миноги, два послѣднихъ отдѣла сохраняются и у взрослаго животнаго. Такимъ образомъ, если принимать за критерій принадлежности міотомовъ къ головѣ фактъ измѣненія ихъ въ зависимости отъ корреляцій съ остальными системами органовъ головы, то мы должны бы были признать, что въ голову входитъ пять міотомовъ, т. е. три глазныхъ и два заслуховыхъ міотома, по счету Кольцова.

Мы видѣли, что осевой черепъ миноги развивается изъ склеротомовъ головныхъ сомитовъ и что задніе парахордальные хрящи образуются изъ склеротомовъ четвертаго и пятаго міотомовъ головы; у пескороекъ позд-

нихъ стадій голова кончается на границѣ между пятымъ и шестымъ (по счету Кольцова) или между вторымъ и третьимъ заслуховыми міотомами: на основаніи этого критерія мы тоже должны признать, что первично въ составъ головы входитъ сравнительно очень немного метамеровъ, а именно не больше пяти.

До сихъ поръ я при счетѣ головныхъ сомитовъ (міотомовъ) циклостомъ придерживался данныхъ Кольцова; но въ настоящее время существуютъ нѣкоторыя новыя данныя, на основаніи которыхъ, можетъ быть, въ наше представленіе о сегментаціи аксіальной мезодермы головы циклостомъ придется внести нѣкоторыя дополненія.

Какъ извѣстно, до самаго послѣдняго времени существовало нѣкоторое разногласіе относительно числа головныхъ сегментовъ селахій между тѣми изслѣдователями, которые клали въ основу своихъ изслѣдованій изученіе развитія головы акулъ, и тѣми, которые изучали развитіе головы скатовъ. Первые такъ же, какъ и первый изслѣдователь этого вопроса фанъ Вай (1882), приходили къ выводу, что число метамеровъ въ головѣ селахій сравнительно невелико и что различія въ числѣ сомитовъ зависятъ главнымъ образомъ отъ того, какое число туловищныхъ сегментовъ вторично вошло въ составъ головы: число головныхъ сегментовъ головы акулъ опредѣлялось фанъ Ваемъ и его послѣдователями около девяти. Дорнъ (1890), основываясь, главнымъ образомъ, на своихъ наблюденіяхъ надъ скатами, пришелъ къ выводу, что число это гораздо больше, а именно около 17-ти. Интересно, что онъ пришелъ къ тому же выводу и при повторномъ изслѣдованіи этого вопроса, основываясь не только на наблюденіяхъ надъ скатами, но и надъ акулами, и принимая въ соображеніе поправки, внесенныя въ свое время мною (Сѣверцовъ, 1898) въ этотъ вопросъ. Недавно вопросъ о числѣ сомитовъ мезодермы головы акулъ и скатовъ былъ подвергнутъ повторному изслѣдованію однимъ изъ моихъ учениковъ, Б. С. Матвѣевымъ (1915), который получилъ весьма интересные результаты. По его изслѣдованіямъ оказалось, что сомиты головы акулъ и скатовъ точно такъ же, какъ и сомиты ихъ туловища, являются пер-

вично диплоспондильными образованіями, т. е. что на извѣстныхъ стадіяхъ развитія на каждый мезодермическій головной сегментъ приходится два склеротома; и такимъ образомъ Матвѣевъ ввелъ новый критерій въ вопросъ объ опредѣленіи числа метамеровъ головы, а именно строеніе склеротомовъ. Это позволило ему опредѣлить болѣе точно число метамеровъ головы акулъ и скатовъ и устранить несогласія, существовавшія между сторонниками школъ фанъ Вая и Дорна. Не вдаваясь въ подробности, отмѣтимъ, что несогласія эти въ значительной степени зависѣли отъ того, что одни изслѣдователи судили о числѣ сегментовъ, главнымъ образомъ, по сомитамъ, другіе же не сознавая этого, считали головные метамеры по склеротомамъ, которыхъ естественно вдвое больше чѣмъ сомитовъ. Примѣненіе критерія Матвѣева оказалось особенно цѣннымъ въ передней (предслуховой) области головы, гдѣ границы между сомитами далеко не такъ ясны, какъ въ задней ея части. По изслѣдованіямъ Матвѣева, число головныхъ сегментовъ акулъ и скатовъ нѣсколько больше, чѣмъ думалъ фанъ Вай, но значительно меньше того, чѣмъ принимали Дорнъ и Килліанъ: у акулъ оно равно 11-ти, у скатовъ нѣсколько больше, что зависитъ отъ вхожденія въ затылочную область головы нѣсколькихъ туловищныхъ сегментовъ. Эта разница между нимъ и школой фанъ Вая обусловливается тѣмъ, что въ области челюстной головной полости (2-го сегмента фанъ Вая), судя по склеротомамъ, Матвѣевъ находитъ два мезодермическихъ сегмента (II_1 II_2) (четыре склеротома) и столько же сомитовъ въ области третьяго (гіоиднаго) сомита фанъ Вая (III_1 III_2).

Сопоставляя результаты Матвѣева съ результатами Фанъ Вая, мы получаемъ слѣдующую схему метамеріи головы селахій:

фанъ Вай,	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Матвѣевъ:	I	II_1 II_2	III_1 III_2	IV	V	VI	VII	VIII	IX

Отмѣтимъ, что выводы Матвѣева вполнѣ согласуются съ результатами, полученными госпожей Платъ

(1891), надъ *Acanthias*. Если они вѣрны, то представляется весьма интереснымъ вопросъ о томъ, сегментирована ли головная мезодерма циклостомъ по тому же типу, какъ у гнатостомъ, т. е. являются ли головные сомиты у нихъ первично диплоспондильными образованіями, содержащими каждый по два склеротома?

По аналогіи это не невѣроятно, такъ какъ въ туловищной области диплоспондилизмъ у циклостомъ выраженъ весьма хорошо въ двойныхъ верхнихъ дугахъ позвоночника. Къ сожалѣнію, за отсутствіемъ спеціальнаго изслѣдованія этого вопроса, мы пока не можемъ дать на него опредѣленнаго отвѣта. Матвѣевъ предполагаетъ, что число сегментовъ въ передней части головы зародышей миноги то же, что у акулъ, т. е., что и челюстной, и гіоидный сегменты Кольцова (второй и третій сегменты головы миноги) соотвѣтствуютъ каждый двумъ метамерамъ. Повторное изслѣдованіе метамеріи головы миногъ должно будетъ показать вѣрно ли это предположеніе; но если оно окажется вѣрнымъ, то мы получимъ весьма интересные выводы относительно первичнаго строенія головы предковъ позвоночныхъ. Мы въ предыдущемъ пришли къ результату, что въ передней части головы, впереди отъ слуховой области у предковъ современныхъ черепныхъ позвоночныхъ было развито большее число висцеральныхъ дугъ, чѣмъ у современныхъ формъ, у которыхъ онѣ въ большей или меньшей степени атрофировались и весьма значительно измѣнили функцію. Впереди отъ 1-ой жаберной дуги мы у циклостомъ нашли пять дугъ, у гнатостомъ четыре дуги (возможно, что ихъ было больше). Большинство авторовъ, изслѣдовавшихъ вопросъ о метамеріи головной мезодермы, принимаетъ, что первично существовало у предковъ позвоночныхъ соотвѣтствіе между сегментаціей дорсальной и висцеральной мезодермы (мезо- и бранхіомеріей), и такое предположеніе, хотя и не доказанное непосредственными наблюденіями, само по себѣ является весьма вѣроятнымъ. Если, соотвѣтственно взглядамъ фанъ Вая и его послѣдователей (акулы) и Кольцова (миноги), впереди отъ гіоиднаго (3-го) сомита существовало только два метамера дорсальной мезодермы

(челюстной и предчелюстной), то мы должны были бы предположить, что переднія висцеральныя дуги (предчелюстныя) не имѣли соотвѣтствующихъ дорсальныхъ метамеровъ. Если же наблюденія Матвѣева относительно числа первичныхъ сегментовъ въ передней части головы подтвердятся и для миногъ, то весьма возможно, что удастся установить соотвѣтствіе между мезомеріей и бранхіомеріей этой части головы: во всякомъ случаѣ изслѣдованія Матвѣева относительно мезомеріи предслуховой области у акуловыхъ рыбъ такъ же, какъ и мои относительно бранхіомеріи циклостомъ и гнатостомъ въ этой области, показываютъ, что число метамеровъ здѣсь, у предковъ позвоночныхъ, было больше, чѣмъ предполагали до сихъ поръ.

Характерной чертой аксіальной мускулатуры гнатостомъ является фактъ, что у нихъ подъ жабернымъ скелетомъ лежитъ соматическая мускулатура, развивающаяся изъ почекъ, вырастающихъ изъ міотомовъ, т. е. такъ называемая подъязычная мускулатура. По изслѣдованіямъ Нила (1897), у *Acanthias* подъязычная мускулатура развивается изъ почекъ, вырастающихъ изъ 4-го—8-го заслуховыхъ міотомовъ, или 8-го, 9-го, 10-го, 11-го и 12-го міотомовъ головы по счету фанъ Вая; зачатокъ этой мускулатуры растетъ внизъ, огибаетъ жаберный аппаратъ сзади и затѣмъ растетъ впередъ подъ нимъ. Весьма интереснымъ является открытый Ниломъ фактъ, что у циклостомъ m. parietalis ventralis branchialis развивается такъ же, какъ подъязычная мускулатура гнатостомъ, изъ мускульныхъ почекъ, вырастающихъ изъ міотомовъ; зачатокъ этой мускулатуры совершенно такъ же, какъ у гнатостомъ, растетъ позади жабернаго аппарата внизъ и затѣмъ загибаетъ впередъ, проходя вентрально отъ жаберныхъ щелей. По наблюденіямъ Нила, эта подъязычная мускулатура циклостомъ развивается изъ отростковъ 7-го — 11-го заслуховыхъ міотомовъ; такъ какъ онъ принимаетъ, что въ головѣ миноги атрофируется четвертый міотомъ, то онъ считаетъ, что міотомы, изъ которыхъ развивается подъязычная мускулатура циклостомъ, соотвѣтствуютъ 11-му — 15-му міотомамъ фанъ Вая.

На основаніи своихъ изслѣдованій, Кольцовъ (1901) пришелъ къ выводу, что 4-й міотомъ головы миноги не редуцируется и на этомъ основаніи внесъ поправку въ изслѣдованіе Нила: вмѣстѣ съ нимъ мы должны признать, что у миногъ m. parietalis ventralis branchialis развивается изъ 10-го — 14-го міотомовъ головы миноги. Мы видимъ, слѣдовательно, что серіально эта мускулатура закладывается въ общемъ нѣсколько позади подъязычной мускулатуры акулъ, такъ что только три міотома (а именно 10-й, 11-ый и 12-ый міотомы головы) общи акуламъ и миногамъ. На этомъ основаніи можно было бы усомниться въ правильности гомологизаціи m. parietalis ventralis branchialis съ подъязычной мускулатурой гнатостомъ; однако, я думаю, что такое сомнѣніе будетъ неправильно и что, въ дѣйствительности, мы имѣемъ полное право гомологизировать оба образованія, хотя метамеры, изъ которыхъ они развиваются, въ обоихъ разсматриваемыхъ нами случаяхъ совпадаютъ только отчасти. Мы знаемъ, что конечности различныхъ Quadrupeda, несомнѣнно, гомологичны другъ другу (напримѣръ, переднія конечности рептилій или переднія конечности въ различныхъ группахъ птицъ), хотя серіально ихъ мускулатура и развивается изъ различныхъ міотомовъ, въ зависимости отъ серіальнаго перемѣщенія конечностей. Мы можемъ думать, что и въ разсматриваемомъ нами случаѣ произошло серіальное перемѣщеніе подъязычной мускулатуры и что отъ этого зависитъ частичное несовпаденіе сегментовъ, изъ которыхъ она развивается. Гораздо труднѣе сказать, которая изъ разсматриваемыхъ нами группъ, циклостомы или гнатостомы, сохранила въ большей степени первичное положеніе подъязычной мускулатуры. Въ разборъ этого вопроса, для рѣшенія котораго у насъ въ настоящее время не хватаетъ фактическихъ данныхъ, я здѣсь вдаваться не буду и ограничусь признаніемъ общей гомологіи между паріэтальной вентральной жаберной мускулатурой циклостомъ и подъязычной мускулатурой гнатостомъ.

Подводя итогъ всему сказанному нами относительно соматической мускулатуры, мы можемъ обрисовать вѣроятное строеніе этой мускулатуры у общихъ

предковъ циклостомъ и гнатостомъ: сравнивая строеніе и развитіе соматической мускулатуры у тѣхъ и другихъ, мы должны при оцѣнкѣ имѣющагося въ нашемъ распоряженіи фактическаго матеріала принять въ соображеніе, что строеніе, приписываемое нами общимъ предкамъ двухъ сравниваемыхъ нами систематическихъ группъ, не можетъ быть выше примитивныхъ чертъ строенія, находимыхъ нами у низшей въ данномъ отношеніи изъ этихъ группъ. При этомъ, мы, конечно, должны откинуть тѣ черты строенія, которыя развились благодаря спеціализаціи или дегенераціи въ той или другой группѣ. Имѣя это въ виду, мы можемъ сказать, что общіе предки циклостомъ и гнатостомъ, первичныя черепныя позвоночныя (протокраніаты), имѣли соматическую мускулатуру сегментированную по всей длинѣ тѣла, т. е. и въ головной и въ туловищной области, при чемъ туловищные мускулы не были раздѣлены на дорсальные и вентральные отдѣлы и состояли, по всей вѣроятности, изъ мышечныхъ лентъ подобныхъ тѣмъ, которыя мы находимъ у миногъ. Передніе три сегмента этого ряда (или передніе пять по счету Матвѣева) уже у протокраніатъ измѣнили свою функцію и превратились въ глазные мускулы (нервы III, IV, VI). Непосредственно, позади m. rectus posterior (externus) начинался рядъ неизмѣнившихъ функцій міотомовъ: 4-ый, 5-ый, 6-ый и т. д. міотомы (по счету фанъ Вая); при чемъ на головную область приходилось только два изъ этихъ заслуховыхъ міотомовъ (4-ый и 5-ый). Мы видѣли, что у циклостомъ каждый изъ этихъ головныхъ заслуховыхъ міотомовъ распадается на внутренній, непосредственно примыкающій къ парахордаліямъ отдѣлъ, лежащій медіально отъ головныхъ нервовъ, и на наружный, лежащій латерально отъ нихъ. У гнатостомъ мы видимъ также, что въ заслуховой области міотомы распадаются на медіальный и латеральный отдѣлы, но эти отдѣлы образуются въ міотомахъ, лежащихъ далѣе назадъ, чѣмъ у циклостомъ: а именно четвертый, пятый и шестой сомиты, по счету фанъ Вая, атрофируются и только въ 7-мъ міотомѣ развиваются мышечныя волокна и онъ даетъ и дорсальный (латеральный) и медіальный отдѣлы (Selachii). Можно предположить, что

латеральные отдѣлы были развиты у протокраніатъ также, какъ у современныхъ циклостомъ, т. е. существовали въ міотомахъ, которые непосредственно слѣдовали за глазными, но можетъ быть они не заростали такъ далеко впередъ, какъ у миногъ, и сохраняли свое первичное положеніе въ области уха. У гнатостомъ, вслѣдствіе развитія новаго отдѣла скелета, котораго нѣтъ у циклостомъ и не было у протокраніатъ, а именно, затылочнаго отдѣла головы, эти передніе латеральные отдѣлы міотомовъ заслуховой области атрофировались; очень возможно, что при этомъ нѣкоторую роль играло прогрессивное развитіе слуховой капсулы, вслѣдствіе котораго задняя граница головы сдвинулась назадъ. Въ пользу этого предположенія говоритъ тотъ фактъ, что у скатовъ (А. Н. Сѣверцовъ, 1898) дорсальныя части міотомовъ развиваются изъ міотомовъ, лежащихъ далѣе назади, чѣмъ у акулъ, а именно, начиная съ 12-го сегмента. Сравнивая m. parietalis ventralis branchialis циклостомъ съ подъязычной мускулатурой гнатостомъ, мы можемъ думать, что у предковъ тѣхъ и другихъ уже была развита подъязычная мускулатура, происшедшая изъ вентральныхъ мускульныхъ почекъ міотомовъ, лежавшихъ позади головы. При настоящемъ состояніи нашихъ свѣдѣній намъ трудно сказать, какіе именно міотомы давали начало этой мускулатурѣ у протокраніатъ, хотя мы можемъ предположить, что міотомы 10-ый — 12-ый принимали участіе въ ея образованіи: намъ важно помнить, что эти міотомы у протокраніатъ были еще типичными туловищными міотомами. Очень возможно, что эта первичная поджаберная соматическая мускулатура предковъ современныхъ позвоночныхъ была построена очень просто и совсѣмъ несегментирована; вторичная сегментація ея у современныхъ миногъ и расчлененіе на отдѣльныя мускулы у рыбъ развились независимо другъ отъ друга.

Висцеральная мускулатура. Какъ намъ кажется, наиболѣе полное представленіе о висцеральной мускулатурѣ предковъ циклостомъ и гнатостомъ мы получаемъ на основаніи изученія строенія этой мускулатуры у *Ammocoetes*, у котораго первичное строеніе сохра-

нилось въ гораздо болѣе полномъ видѣ, чѣмъ у гнатостомъ [1]).

Изслѣдованіе развитія висцеральной мускулатуры головы *Ammocoetes* показало намъ, что у предковъ циклостомъ головная мускулатура была однородно сегментирована на всемъ протяженіи висцеральнаго аппарата и обнимала собой, по крайней мѣрѣ, 11 висцеральныхъ сегментовъ. Каждой жаберной щели (или жаберному мѣшку) соотвѣтствовалъ, во-первыхъ, болѣе поверхностный m. constrictor, во-вторыхъ, болѣе глубокій m. adductor branchialis. Эти мускулы типично развиты въ жаберной области у личинокъ миноги; но, изслѣдуя развитіе висцеральной мускулатуры, мы находимъ тѣ же мускулы и въ передней части головы, т. е. въ области 1-го, 2-го, 3-го и 4-го преджаберныхъ висцеральныхъ сегментовъ [2]), такъ что изслѣдованіе развитія мускулатуры вполнѣ подтверждаетъ тѣ выводы, къ которымъ мы пришли на основаніи изслѣдованія висцеральнаго скелета передней области головы. Такимъ образомъ, мы приходимъ къ заключенію, что у предковъ циклостомъ (рис. 15) висцеральная область была правильно сегментирована и что сегментація начиналась непосредственно позади рта; такихъ висцеральныхъ сегментовъ мы насчитываемъ, по меньшей мѣрѣ, 11 (считая по мускуламъ). Судя по остаткамъ висцеральныхъ дугъ скелета, ихъ было не менѣе 12-ти, при чемъ семь висцеральныхъ сегментовъ приходилось на заслуховую область, а пять (считая 1-й преджаберный, который, собственно, относится къ слуховой области) къ передней части головы (предслуховой области). Каждый такой сегментъ состоялъ изъ жаберной щели (мѣшка), жаберной несегментированной дуги, изъ пары мускуловъ съ дорсо-вентрально на-

[1]) При этомъ намъ приходится сдѣлать оговорку: несмотря на весьма детальное изслѣдованіе вопроса о метамеріи головной мезодермы селахій, которыя здѣсь особенно интересны, вопросъ о развитіи висцеральныхъ мышцъ (особенно съ разсматриваемой нами точки зрѣнія) изслѣдованъ сравнительно мало, такъ что вполнѣ возможно, что болѣе подробное изслѣдованіе внесетъ въ этотъ вопросъ новыя данныя.

[2]) Т. е. гомологовъ гіоиднаго, челюстнаго, 1-го и 2-го предчелюстныхъ висцеральныхъ сегментовъ гнатостомъ.

правленными волокнами и висцеральнаго нерва. Но на основаніи строенія висцеральнаго аппарата бделлостомъ *(Bdellostoma Stouti)*, мы можемъ предположить, что въ заслуховой области число сегментовъ висцеральной мускулатуры было больше, чѣмъ у миногъ, т. е. было не менѣе 10-ти (10—13); другими словами, мы имѣемъ полное основаніе распространить на мускулатуру наше заключеніе относительно полимеріи жаберная скелета и жаберныхъ щелей протокраніатъ (ср. рис. 14). Это строеніе жаберной мускулатуры протокраніатъ и выражено нами на схемѣ рис. 15. Исходя изъ этого первичнаго состоянія, строеніе висцеральнаго аппарата весьма значительно измѣнилось у современныхъ миногъ: передніе жаберныя щели, начиная съ 1-ой преджаберной, атрофировались, скелетныя дуги, какъ мы уже подробно описали, частью атрофировались, частью измѣнили свою функцію, а мускулатура, еще сравнительно мало измѣненная у личинокъ, у взрослой миноги приспособилась къ функціямъ сосущаго рта съ его сложнымъ скелетомъ и, соотвѣтственно этому, весьма сильно дифференцировалась. Въ вопросъ объ этихъ измѣненіяхъ мы входить не будемъ, такъ какъ мы не знаемъ, какъ совершается превращеніе описанныхъ нами мышцъ личинки въ мышцы взрослой миноги; строеніе мышцъ взрослаго животнаго описано у П. Фюрбрингера (1875).

Какъ показываютъ изслѣдованія Дорна (1884) надъ развитіемъ висцеральной мускулатуры, у селахій первичный типъ строенія висцеральной мускулатуры тотъ же, что у миногъ, т. е. эта мускулатура первично сегментирована по жабернымъ щелямъ и каждый висцеральный мѣшокъ, представляющій собой зачатокъ висцеральной мускулатуры даннаго сегмента, распадается на двѣ мышцы, соотвѣтствующія m. constrictor и m. adductor миногъ. Какъ извѣстно, еще раньше Феттеръ (1874—1875), на основаніи сравнительно-анатомическаго изслѣдованія висцеральной мускулатуры рыбъ, пришелъ, въ общемъ, къ тому же выводу, что и Дорнъ, и установилъ гомодинамію между жаберной, челюстной и подъязычной мускулатурой рыбъ. Позднѣе этотъ вопросъ былъ переизслѣдованъ Тизингомъ (1895). Выводы этого автора разобраны М. Фюр-

брингеромъ (1896), который приходитъ къ заключенію, что мускулы головы акулъ и скатовъ можно раздѣлить на слѣдующія группы:

A. Краніальныя или церебральныя мышцы [1]), первоначально поперечные или кольцевые мускулы, иннервируются церебральными нервами, n. n. trigeminus (V), facialis (VII), glossopharyngeus (IX), vagus (X):

1. Constrictor arcuum visceralium, включая constrictor superficialis dorsalis et ventralis (V—X), levator labii superioris (V), levator maxillae superioris (V), levator palpebrae nictitantis (V), levator rostri (VII), levator hyomandibularis (VII), depressor rostri (VII), depressor mandibularis и hyomandibularis (VII), interbranchiales (IX, X) и trapezius (X).

2. M. m. arcuales dorsales (IX, X).

3. M. m. adductores, включая adductor mandibulae и adductores arcuum branchialium (IX, X).

B. Спинальные мускулы, первоначально продольныя мышцы иннервируются спино-окципитальными и спинальными нервами. Объ этихъ послѣднихъ мускулахъ, т. е. о подъязычной (соматической) мускулатурѣ, мы уже говорили и поэтому на нихъ теперь останавливаться не будемъ.

Относительно переднихъ висцеральныхъ мускуловъ низшихъ рыбъ отмѣтимъ, что А. Дорнъ держится иного взгляда на adductor mandibulae, чѣмъ только что цитированные авторы: онъ предполагаетъ, что этотъ мускулъ относится къ системѣ constrictores. К. Фюрбрингеръ переизслѣдовалъ этотъ вопросъ и, на основаніи сравнительно-анатомическихъ данныхъ, приходитъ къ выводу, что adductor mandibulae селахій представляетъ собой часть m. constrictor челюстной дуги. Я изслѣдовалъ развитіе этой мускулатуры у акулъ и, на основаніи данныхъ исторіи развитія, вполнѣ примыкаю къ этому послѣднему мнѣнію.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что мускулатура преджаберныхъ висцеральныхъ дугъ гнатостомъ (челюстной и подъязычной), въ общемъ, гомодинамна системѣ m. m. constrictores arcuum branchialium (levator labii superioris,

[1]) По принятой мной терминологіи—висцеральныя мышцы.

levator maxillae superioris, levator palpebrae nictitantis, adductor mandibulae (n. V), levator rostri, levator hyomandibularis, depressor rostri, depressor mandibularis и hyomandibularis (n. VII) [1]).

Если мы примемъ только что изложенные результаты и попытаемся оцѣнить ихъ съ филогенетической точки зрѣнія, то мы придемъ къ выводу, что у предковъ современныхъ низшихъ гнатостомъ висцеральная мускулатура челюстной и подъязычной области была построена по тому же типу, какъ мускулатура типичныхъ жаберныхъ дугъ, и что эти мускулы были гомологичны описаннымъ нами въ 1-ой части этого изслѣдованія мускуламъ циклостомъ (Дорнъ). Считая, что у предковъ селахій (такъ же, какъ у современныхъ нотиданидъ) было не меньше семи типичныхъ жаберныхъ щелей, мы въ висцеральной области акуловыхъ рыбъ можемъ насчитать не больше девяти висцеральныхъ мускульныхъ сегментовъ; различіе между ними и циклостомами зависитъ отъ того, что у гнатостомъ не развиты (можетъ быть, болѣе осторожно сказать, что не найдены) висцеральные мускульные метамеры впереди отъ челюстной дуги. Во взрослomъ состояніи эти метамеры, повидимому, дѣйствительно исчезли, и мы можемъ это связать съ упомянутымъ выше процессомъ сдвиганія ротового отверстія назадъ. Этотъ процессъ сдвиганія назадъ, связанный, вѣроятно, съ способомъ захватыванія пищи между верхней и нижней челюстями, т. е. между epi- и cerato-mandibulare первичной челюстной дуги, вызвалъ частичную атрофію предчелюстныхъ дугъ и гораздо болѣе значительную редукцію переднихъ сегментовъ висцеральной мускулатуры гнатостомъ, чѣмъ у циклостомъ. Въ видѣ компенсаціи этой редукціи мускулатура челюстной и подъязычной дугъ гнатостомъ развилась прогрессивно.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что изученіе мускулатуры низшихъ гнатостомъ приводитъ насъ къ тѣмъ же

[1]) Тизингъ по поводу m. levator labii superioris отмѣчаетъ, что существованіе и строеніе этого мускула еще не предрѣшаетъ вопроса о томъ, принадлежитъ ли онъ челюстной или предчелюстной висцеральной дугѣ.

филогенетическимъ выводамъ, къ какимъ привело насъ изслѣдованіе развитія мускулатуры пескоройки, т. е. мы должны признать, что у протокраніатъ вся висцеральная мускулатура передней части тѣла была сегментирована и на всемъ своемъ протяженіи была весьма однообразной: начиная отъ самаго передняго конца тѣла назадъ до того мѣста туловища, гдѣ кончались жаберныя щели, она состояла изъ метамерно расположенныхъ участковъ мускулатуры съ волокнами, направленными дорсовентрально. Метамерія этихъ жаберныхъ мускуловъ соотвѣтствовала метамеріи жаберныхъ щелей и дугъ, а каждый такой мускулъ состоялъ изъ поверхностной и глубокой мышцы (m. m. constrictor и adductor). Число этихъ висцеральныхъ мускульныхъ сегментовъ было сравнительно съ современными циклостомами и гнатостомами весьма велико, ни въ коемъ случаѣ не менѣе 11-ти, а, по всей вѣроятности, гораздо болѣе. Въ передней части тѣла сегментированная висцеральная мускулатура доходила до самаго передняго конца головы, но очень трудно сказать, какъ далеко она простиралась въ каудальномъ направленіи. Каждый такой мускульный сегментъ иннервировался висцерально-двигательнымъ сегментальнымъ нервомъ.

При превращеніи протокраніатъ въ гнатостомъ и циклостомъ, эта мускулатура претерпѣла у непосредственныхъ предковъ тѣхъ и другихъ рядъ параллельныхъ измѣненій какъ на переднемъ, такъ и на заднемъ своемъ концѣ: спереди произошло измѣненіе и частичная атрофія цѣлаго ряда висцеральныхъ метамеровъ, при превращеніи жаберныхъ мышцъ передней части головы въ мускулы ротового скелета того или иного типа, а на заднемъ концѣ произошла атрофія мышечныхъ сегментовъ въ связи съ атрофіей существовавшихъ здѣсь нѣкогда жаберныхъ щелей.

Центральная нервная система и периферическіе нервы.

Нервная система циклостомъ въ послѣднее время подверглась весьма подробной обработкѣ со стороны очень многихъ изслѣдователей, и, хотя фактическіе результаты, полученные отдѣльными авторами, и выводы, къ которымъ они приходятъ, во многихъ частностяхъ не совпадаютъ другъ съ другомъ, особенно относительно гистологическаго строенія центральной нервной системы, но тѣмъ не менѣе мы на основаніи этихъ изслѣдованій уже теперь можемъ сдѣлать цѣлый рядъ весьма цѣнныхъ заключеній касательно строенія нервной системы предковъ современныхъ позвоночныхъ. Я лично не изслѣдовалъ развитія центральной нервной системы миноги и лишь попутно наблюдалъ развитіе периферическихъ нервовъ и поэтому остановлюсь только на выводахъ, къ которымъ приходятъ изслѣдователи, спеціально занимавшіеся этими вопросами. При этомъ я преимущественно буду имѣть въ виду морфологію мозга, оставляя результаты гистологическаго изслѣдованія (несмотря на весь громадный интересъ, связанный съ изученіемъ внутренняго строенія головного мозга) въ сторонѣ, такъ какъ вслѣдствіе трудности предмета здѣсь существуютъ весьма крупныя разногласія между авторами, занимавшимися этими вопросами. Отмѣчу только одинъ выводъ, къ которому, несмотря на значительныя разногласія, приходятъ новѣйшіе изслѣдователи: всѣ они признаютъ, что и головной и спинной мозгъ циклостомъ построенъ по весьма примитивному типу, что для насъ интересно въ виду высказывавшейся неоднократно мысли, что циклостомы суть дегенерированные гнатостомы. Гистологическое строеніе центральной нервной системы не даетъ указаній въ пользу этого мнѣнія.

Центральная нервная система.

Морфологія головного мозга циклостомъ была изслѣдована цѣлымъ рядомъ неврологовъ (Алборнъ, Рабль-Рюкартъ, Студничка, Эдингеръ и др.), и въ по-

слѣднее время особенно подробныя изслѣдованія были посвящены этому предмету Стерци (1909) и Джонстономъ (1902, 1912). Этихъ двухъ послѣднихъ авторовъ, выводы которыхъ представляютъ большое значеніе для интересующихъ насъ вопросовъ филогенеза, мы и будемъ придерживаться при послѣдующемъ изложеніи. Не вдаваясь въ гистологическія подробности, отмѣтимъ, что Стерци признаетъ строеніе мозга циклостомъ очень примитивнымъ на основаніи расположенія сѣраго и бѣлаго вещества въ головномъ и спинномъ мозгу. Онъ отмѣчаетъ, что въ спинномъ мозгу сѣрое вещество располагается кнутри отъ бѣлаго, и что это отношеніе сохраняется въ этомъ отдѣлѣ и у высшихъ позвоночныхъ. Въ головномъ мозгу у высшихъ позвоночныхъ сѣрое вещество, наоборотъ, лежитъ кнаружи отъ бѣлаго; у циклостомъ же въ тѣхъ немногихъ зонахъ, въ которыхъ сѣрое вещество занимаетъ периферическое положеніе, оно закладывается очень поздно и происходитъ изъ центральнаго сѣраго вещества. И самый головной мозгъ построенъ очень низко морфологически. Продолговатый мозгъ относительно очень великъ, мозжечекъ же, напротивъ, слабѣе развитъ, чѣмъ у какого-либо другого черепного позвоночнаго, и представляетъ состояніе, которое у рыбъ, даже у Chondrostei, гдѣ мозжечекъ слабо развитъ, встрѣчается только въ эмбріональномъ состояніи. Внутри средняго мозга находится обширный желудочекъ, прикрытый сверху эпителіальной tela choridoidea: состояніе это Джонстонъ считаетъ первичнымъ, такъ какъ оно не встрѣчается ни у какого другого позвоночнаго. Tectum opticum построенъ гораздо болѣе примитивно, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ, что Джонстонъ (1902) связываетъ со слабымъ развитіемъ глазъ.

Въ переднемъ мозгу циклостомъ можно совершенно ясно различить два отдѣла, а именно, промежуточный мозгъ (diencephalon) и собственно передній мозгъ (telencephalon), который, въ свою очередь, подраздѣляется на непарный задній отдѣлъ (telencephalon medium s. impar) и передній парный, образующій большія полушарія (lobi laterales), которыя соединяются съ непарнымъ отдѣломъ

передняго мозга посредствомъ foramina interventricularia; граница между діэнцефалическимъ и теленцефалическимъ отдѣлами мозга образована velum transversum (Стерци, Джонстонъ). Эти же отдѣлы передняго мозга Джонстонъ находитъ у селахій и телеостомъ. Очень интересно, что у циклостомъ (миноги) непарный отдѣлъ передняго мозга очень сильно развитъ, такъ что primordium hipрocampi цѣликомъ находится въ непарномъ заднемъ отдѣлѣ передняго мозга (telencephalon medium). Такимъ образомъ, такъ называемыя, большія полушарія циклостомъ (lobi laterales) только отчасти соотвѣтствуютъ полушаріямъ рыбъ и болѣе высоко стоящихъ формъ; у позвоночныхъ стоящихъ выше циклостомъ primordium hipрocampi (praethalamus aut.) вошелъ въ составъ полушарій, которыя, такимъ образомъ, увеличились за счетъ непарнаго средняго отдѣла мозга (который у циклостомъ еще вполнѣ хорошо развитъ) и образовали парныя полушарія высшаго типа. Этотъ непарный отдѣлъ передняго мозга такъ же, какъ lamina terminalis и какъ крышка промежуточнаго мозга, имѣетъ эпителіальное строеніе. Джонстонъ предполагаетъ, что у предковъ позвоночныхъ крышка головного мозга по всей своей длинѣ состояла изъ эпителіальной lamina chorioidea, по которой только въ нѣкоторыхъ мѣстахъ проходили поперечныя комиссуры.

На основаніи изслѣдованія строенія и развитія мозга низшихъ позвоночныхъ, Джонстонъ (1911) въ своей работѣ о переднемъ мозгѣ селахій пытается возстановить гипотетическое строеніе мозга предковъ позвоночныхъ, при чемъ оказывается, что этотъ мозгъ былъ во многихъ отношеніяхъ весьма близокъ къ мозгу циклостомъ. Мозгъ предковъ гнатостомъ, по его мнѣнію, былъ раздѣленъ на невромеры, т. е. представлялъ собой сегментированное образованіе: онъ состоялъ изъ telencephalon medium съ lobi laterales (1-ый невромеръ), diencephalon, состоявшаго изъ двухъ невромеровъ (передняго, къ которому принадлежатъ парные глаза, и задняго, къ которому онъ относитъ переднюю эпифизу); далѣе назадъ лежалъ mesencephalon, въ составъ котораго входили два невромера, и,

наконецъ, metencephalon. Въ цитируемой нами работѣ (1911) Джонстонъ не говоритъ, сколько невромеровъ, по его мнѣнію, входятъ въ составъ продолговатаго мозга, но, судя по его работѣ 1905 г., результаты которой повторяются въ его учебникѣ неврологіи (1908), можно думать, что на продолговатый мозгъ приходятся невромеры VI—X. Интересно, что по этой схемѣ n. trigeminus II, принадлежащій, какъ мы видѣли, челюстной дугѣ, отходитъ отъ шестого невромера, т. е., что на предчелюстную область приходится пять невромеровъ. Мы пришли къ представленію о полимеріи предчелюстной области головы у предковъ современныхъ черепныхъ позвоночныхъ на основаніи изученія развитія жабернаго скелета и мускулатуры; повидимому, изслѣдованіе сегментаціи головного мозга, сдѣланное совершенно независимо отъ изслѣдованія скелета и мускулатуры приводитъ къ тому же заключенію (ср. рис. 14 и 15).

Выводы, къ которымъ пришелъ Джонстонъ относительно строенія предковъ позвоночныхъ, т. е. тѣхъ формъ, которыя мы обозначаемъ именемъ протокраніатъ, весьма интересны въ томъ отношеніи, что они позволяютъ намъ представить себѣ конкретно строеніе центральной нервной системы этихъ животныхъ. Головной мозгъ протокраніатъ представлялъ собой передній сильно расширенный отдѣлъ ихъ замкнутой нервной трубки, сзади постепенно переходившій въ спинной мозгъ; стѣнки головного мозга были утолщены и состояли изъ нервнаго вещества, т. е. нервныхъ центровъ и путей, а крышка его на всемъ своемъ протяженіи была эпителіальной и въ ней были образованы сосудистыя сплетенія, служившія для питанія мозга; черезъ эту крышку проходили поперечныя дорсальныя комиссуры; мозжечекъ былъ очень слабо развитъ. Этотъ головной мозгъ слабо выраженными поперечными перетяжками былъ подраздѣленъ на сегменты (невромеры), число которыхъ было довольно велико (не менѣе десяти).

Мы можемъ предположить, что эти невромеры представляли собой первичные сегменты передняго отдѣла центральной нервной системы отдаленныхъ предковъ по-

звоночныхъ и что ихъ метамерія соотвѣтствовала метамеріи периферическихъ нервовъ этой области, т. е. что отъ каждаго невромера отходилъ сегментальный головной нервъ. Но уже у протокраніатъ начался, повидимому, процессъ вторичной концентраціи невромеровъ, который повелъ къ сліянію отдѣльныхъ невромеровъ другъ съ другомъ и къ новому расчлененію головного мозга на болѣе крупные отдѣлы, а именно на мозговые пузыри; такимъ образомъ, развились metencephalon съ epencephalon, mesencephalon, diencephalon съ слабо развитымъ infundibulum и telencephalon impar съ зачаточными полушаріями, которыя, какъ мы видѣли, только отчасти соотвѣтствовали полушаріямъ гнатостомъ. Эти отдѣлы головного мозга у протокраніатъ, по всей вѣроятности, были слабѣе отграничены другъ отъ друга, чѣмъ у современныхъ формъ.

Мы отмѣтили вѣроятность концентраціи невромеровъ головного мозга: весьма интереснымъ является тотъ фактъ, что, какъ мы сейчасъ увидимъ, и черепные нервы до извѣстной степени являются образованіями полимерными (n. n. trigemini, n. vagus), т. е. что и они подверглись тому же процессу вторичной концентраціи первоначально раздѣльныхъ сегментальныхъ образованій.

Периферическіе нервы.

Спинномозговые нервы миногъ, какъ извѣстно, построены по весьма примитивному типу. Спинные корешки не соединены съ брюшными, такъ что въ каждомъ сегментѣ мы имѣемъ два отдѣльныхъ нерва, спинной и брюшной. Такое строеніе во взрослomъ состояніи мы находимъ только у ланцетника, а у гнатостомъ оно встрѣчается только у эмбріоновъ; у взрослыхъ гнатостомъ спинной и брюшной корешки каждаго сегмента соединяются, образуя одинъ смѣшанный нервъ.

Брюшной спинномозговой нервъ миноги является чисто двигательнымъ, а въ составъ чувствующаго спинного нерва входятъ, кромѣ соматически-чувствующихъ, и симпатическія волокна, идущія по его брюшной вѣтви. Признавая примитивность этого строенія спинномозго-

выхъ нервовъ циклостомъ, мы можемъ съ полнымъ вѣроятіемъ предположить, что приблизительно такъ же были устроены спинномозговые нервы протокраніатъ.

Переходя къ черепнымъ нервамъ циклостомъ, отмѣтимъ, что въ послѣднее время какъ эмбріональное развитіе, такъ и анатомія ихъ были подробно изслѣдованы цѣлымъ рядомъ авторовъ; особенно много для пониманія этого вопроса дали изслѣдованія Кольцова (1901) и Джонстона (1905 и 1908), которыя въ весьма значительной степени дополнили и исправили данныя прежнихъ авторовъ. При обсужденіи филогенетическихъ выводовъ, которые можно сдѣлать на основаніи изученія периферической нервной системы головы миногъ, мы оставимъ въ сторонѣ вопросъ о зрительномъ и обонятельномъ нервахъ.

Соматически-двигательные нервы въ головѣ миноги представлены полнѣе, чѣмъ въ головѣ рыбъ (что, повидимому, представляетъ признакъ весьма примитивной организаціи), но въ общемъ построены по тому же типу, какъ у гнатостомъ. Три переднихъ соматически-двигательныхъ нерва головы миноги, т. е. n. n. oculomotorius, trochlearis и abducens, иннервируютъ мускулы, развивающіеся изъ трехъ переднихъ сомитовъ головы; при чемъ, какъ мы видѣли, n. oculomotorius иннервируетъ m. m. rectus superior, rectus anterior Fürbringer (internus aut.), rectus inferior (Третьяковъ, 1915) и obliquus inferior, n. trochlearis иннервируетъ m. obliquus posterior Fürbringer (superior aut.), n. abducens, наконецъ, иннервируетъ m. m. rectus posterior Fürbringer (externus aut.) и rectus inferior; объ этомъ послѣднемъ фактѣ мы уже имѣли случай говорить и возвращаться къ нему не будемъ. Какъ извѣстно, у миногъ не наблюдается перерыва въ ряду міотомовъ головы, что, какъ мы видѣли, является признакомъ весьма примитивнаго характера. Между тѣмъ, у изслѣдованныхъ до сихъ поръ европейскихъ миногъ перерывъ въ ряду соматически-двигательныхъ нервовъ довольно значителенъ: у четвертаго и пятаго міотомовъ не развивается брюшныхъ корешковъ, а корешокъ шестого міотома исчезаетъ во время онтогенетическаго развитія, такъ что четвертый, пятый и шестой міотомы головы взрослой миноги иннервируются волокнами

брюшного корешка 7-го міотома тѣла (Кольцовъ, 1901; Нилъ, 1897; Джонстонъ, 1905). Такимъ образомъ, расположеніе ихъ соматическихъ брюшныхъ корешковъ въ задней части головы не очень отличается отъ того, что мы находимъ у низшихъ гнатостомъ; мы знаемъ, что у эмбріоновъ акулъ передній брюшной корешокъ заслуховой области соотвѣтствуетъ 7-му мезодермическому сегменту головы (по счету фанъ Вая).

Въ виду этихъ фактовъ, весьма интереснымъ является открытіе Джонстона (1905), что у американской миноги, *Petromyzon dorsatus,* развиты брюшные корешки и у 5-го и 6-го міотомовъ головы, такъ что только одинъ головной міотомъ, а именно 4-ый, лишенъ соматически двигательнаго нерва. Передній спинномозговой ганглій у этой формы принадлежитъ 6-му міотому головы; четвертый сегментъ головы не имѣетъ двигательнаго нерва спинномозгового типа. Едва ли будетъ натяжкой предположить, что общіе предки циклостомъ и гнатостомъ имѣли брюшной соматическій корешокъ и въ этомъ сегментѣ, и что въ ихъ головѣ былъ развитъ такой же полный рядъ соматическидвигательныхъ нервовъ, какъ и рядъ міотомовъ. Такимъ образомъ, при превращеніи протокраніатъ въ современныхъ циклостомъ произошло сравнительно небольшое измѣненіе въ нервахъ этого типа. У нѣкоторыхъ миногъ *(Petromyzon dorsatus)* въ слуховой области атрофировался одинъ двигательный нервъ, у другихъ *(Petromyzon Planeri* и *P. marinus)* три нерва (во взрослomъ состояніи). Гнатостомы въ этомъ уклоненіи отъ формы предковъ пошли дальше; передній рудиментарный брюшной спинномозговой корешокъ у эмбріоновъ акулъ закладывается, какъ мы сказали, противъ 7-го сегмента головы; передніе спинномозговые нервы взрослыхъ акулъ принадлежатъ метамерамъ, лежащимъ еще далѣе назадъ, что связано съ образованіемъ новаго отдѣла черепа, а именно затылочной области.

Какъ извѣстно, у циклостомъ мы находимъ тѣ же главные нервы головы, т. е. n. n. trigeminus, facialis—acusticus, glossopharyngeus и vagus, и тѣ же отношенія между ними и органами высшихъ чувствъ и элементами висце-

ральнаго скелета, что и у гнатостомъ. Но, наряду съ этими признаками сходства, мы находимъ весьма существенные признаки отличія, которые (какъ и многія другія черты организаціи) заставляютъ насъ противоположить циклостомъ не одной какой-либо группѣ гнатостомъ (напримѣръ, рыбамъ), но всѣмъ гнатостомамъ, какъ цѣльной систематической группѣ. Начнемъ съ тройничнаго нерва, гдѣ эта разница довольно велика. Во-первыхъ, весьма интересно, что у миноги тройничный нервъ представленъ двумя нервами, а именно, trigeminus I и trigeminus II (или n. ophtalmicus и n. trigeminus); въ составъ n. ophtalmicus миноги входятъ эквиваленты r. r. ophtalmici superficialis trigemini и facialis гнатостомъ. Проходитъ этотъ нервъ точно такъ же, какъ и одноименная съ нимъ вѣтвь тройничнаго нерва гнатостомъ, дорсально отъ глаза. N. trigeminus II распадается у миногъ на двѣ главныхъ вѣтви, которыя обыкновенно обозначаютъ какъ r. maxillaris и r. mandibularis; положеніе этихъ вѣтвей видно на рисункахъ 16 и 17, табл. V и VI (А. Н. Сѣверцовъ, 1916). R. mandibularis въ свою очередь распадается на двѣ вѣтви, внутреннюю двигательную, содержащую въ себѣ висцерально-двигательныя волокна, и наружную смѣшанную, въ которой есть и соматически-чувствующія и висцерально двигательныя волокна. R. maxillaris есть смѣшанный нервъ и содержитъ въ себѣ соматически-чувствующія и висцерально-двигательныя волокна.

N. facialis миноги даетъ вѣтви, иннервирующія органы боковой линіи, т. е. надглазничную, подглазничную и подъязычную вѣтви (r. r. supraorbitalis, infraorbitalis s. buccalis и hyomandibularis) и затѣмъ гіоидную вѣтвь, проходящую между основаніемъ стилевиднаго отростка и дорсальной частью второй преджаберной дуги и слуховой капсулой (r. hyom. VII, рис. 17 табл. VI, ч. I). Эта послѣдняя вѣтвь представляетъ собой жаберную вѣтвь 1-ой преджаберной дуги и 1-ой преджаберной (спиракулярной) висцеральной щели и содержитъ, кромѣ упомянутыхъ нами волоконъ для органовъ боковой линіи, также и соматически-чувствующія, висцерально-чувствующія и висцерально-двигательныя волокна.

N. glossopharyngeus представляетъ собой нервъ первой жаберной щели и содержитъ, кромѣ вѣтви для органовъ боковой линіи, соматически-чувствующіе, висцерально-чувствующіе и висцерально-двигательные компоненты. Самый нервъ распадается на двѣ вѣтви, которыя обѣ проходятъ позади наружнаго жабернаго отверстія перваго жабернаго мѣшка, т. е. вмѣстѣ соотвѣтствуютъ r. posttrematicus гнатостомъ (Джонстонъ, 1905); наружная вѣтвь, r. musculo-cutaneus, содержитъ соматически-чувствующія и висцерально-двигательныя волокна; внутренняя вѣтвь, r. visceralis, содержитъ висцерально-чувствующія волокна и иннервируетъ вкусовые сосочки жаберной полости. Позади язычноглоточнаго нерва лежитъ n. vagus, состоящій изъ тѣхъ же компонентовъ, что и glossopharyngeus. Отъ ганглія боковой линіи отходятъ двѣ вѣтви: одна, дорсальная, идетъ вдоль туловища, другая проходитъ вмѣстѣ съ жаберной частью блуждающаго нерва надъ жабернымъ аппаратомъ и затѣмъ вмѣстѣ съ подъязычнымъ нервомъ загибаетъ вокругъ задняго жабернаго мѣшка, направляется впередъ и иннервируетъ поджаберные органы боковой линіи. Жаберный стволъ n. vagi (tr. branchialis, X br.) даетъ позади каждаго жабернаго мѣшка жаберную вѣтвь, соотвѣтствующую r. posttrematicus гнатостомъ и распадающуюся точно такъ же, какъ жаберная вѣтвь язычноглоточнаго нерва, на наружную мускульно-кожную и внутреннюю, висцеральную вѣтвь; первая состоитъ изъ соматически-чувствующихъ и висцерально-двигательныхъ волоконъ; вторая содержитъ только висцерально-чувствующія волокна. Уже изъ этого краткаго описанія нервовъ миноги видно, что существуютъ весьма существенныя различія между периферической нервной системой головы у миногъ и у гнатостомъ.

Смѣшанные нервы головы циклостомъ точно такъ же, какъ и нервы гнатостомъ, сегментированы соотвѣтственно метамеріи жабернаго аппарата, но распредѣленіе самыхъ жаберныхъ нервовъ въ обѣихъ группахъ различное и это различіе весьма глубокое. Какъ мы видѣли, типичный жаберный нервъ миноги проходитъ позади соотвѣтствующаго жабернаго мѣшка и распадается на двѣ вѣтви, на-

ружную и внутреннюю; такимъ образомъ, мы у нихъ имѣемъ r. branchialis posttrematicus, распадающійся на r. r. posttrematicus externus и posttrematicus internus. Преджаберной вѣтви (r. praetrematicus) у нихъ нѣтъ. У гнатостомъ, напротивъ того, мы имѣемъ кромѣ r. posttrematicus, проходящаго позади жаберной щели, r.r. praetrematici externus и internus (Сѣверцовъ, 1912), проходящіе впереди отъ соотвѣтствующей жаберной щели кнутри и снаружи отъ жаберной дуги, и r. pharyngeus, иннервирующій дорсальную стѣнку жаберной полости. Такимъ образомъ, у нихъ есть преджаберные нервы, которыхъ нѣтъ у циклостомъ и, наоборотъ, у нихъ r. posttrematicus не распадается на два нерва, наружный и внутренній, какъ у циклостомъ. Вслѣдствіе этого у циклостомъ данный сегментальный нервъ иннервируетъ одну цѣлую жабру, у гнатостомъ же онъ иннервируетъ двѣ полужабры, принадлежащія двумъ различнымъ дугамъ. Джонстонъ предполагаетъ, что у циклостомъ мы имѣемъ болѣе примитивное строеніе и что у гнатостомъ заново развились n. n. praetrematici, но, принимая это мнѣніе, мы должны вмѣстѣ съ этимъ принять, что и n. n. posttrematici у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ были болѣе просто устроены, чѣмъ у современныхъ циклостомъ, и что въ этомъ отношеніи гнатостомы сохранили болѣе примитивныя отношенія, что ясно видно, если мы примемъ въ соображеніе компоненты, изъ которыхъ состоятъ r. r. posttrematici у тѣхъ и другихъ.

Кромѣ этихъ отличій мы должны принять во вниманіе слѣдующія: у гнатостомъ, какъ извѣстно, нѣтъ соматически-чувствующихъ волоконъ въ жаберныхъ вѣтвяхъ личного, язычноглоточнаго и блуждающаго нервовъ, у циклостомъ эти вѣтви есть; весьма интереснымъ фактомъ является, что соматически-чувствующія волокна имѣются въ n. n. facialis, glossopharyngeus и vagus и что, кромѣ того, они есть въ r. r. maxillaris и mandibularis n. trigemini, т. е. въ вѣтвяхъ, которыя гомодинамны жабернымъ вѣтвямъ лежащихъ позади ихъ головныхъ нервовъ (VII, IX, X). Совершенно естественно является мысль, что присутствіе соматически-чувствующихъ компонентовъ является общимъ свойствомъ каждаго жабернаго нерва, но что особенность эта

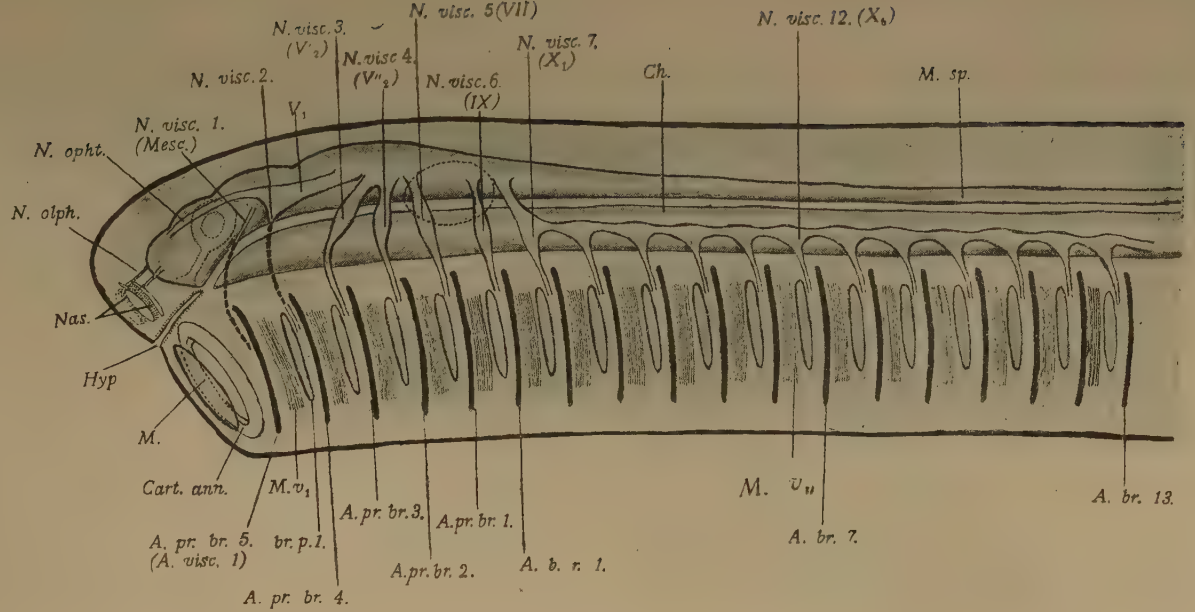


Рис. 15.

Схема, представляющая строеніе центральной нервной системы, головныхъ нервовъ, скелета и висцеральной мускулатуры протокраніатъ. Висцеральная мускулатура протокраніатъ была правильно сегментирована, такъ что между каждыми двумя жаберными щелями, вдоль хрящевой жаберной дуги, лежалъ висцеральный мускулъ (Mv_1—Mv_{11} и т. д.), волокна котораго были направлены поперечно (вертикально); число этихъ мускуловъ соотвѣтствовало числу жаберныхъ сегментовъ, т. е. щелей, дугъ и т. д., такъ что у протокраніатъ ихъ было около 17-ти. Каждый жаберный сегментъ иннервировался жаберным нервомъ, проходившимъ между двумя щелями вдоль жаберной дуги. Въ головѣ протокраніатъ были развиты слѣдующіе нервы, иннервировавшіе жаберный аппаратъ: n. mesocephalicus (N. visc. 1 = Mesc.), n. trigeminus I (V_1), n. trigeminus II (слагавшійся изъ двухъ стволовъ V_2' и V_2''), n. facialis (VII), n. glossopharyngeus (IX), n. vagus (X). Первый висцеральный сегментъ ($M.v_1$ A. pr. br. 5) иннервировался n. visceralis 1. s. mesocephalicus (N. visc. 1 = Mesc.); 2-й висцеральный сегментъ (A. pr. br. 4) иннервировался посредствомъ n. visceralis (N. visc. 2), представлявшаго собою вѣтвь n. ophtalmicis. ($V2 = N.$ opht.) n. trigemini I; 3-й висцеральный сегментъ (A. pr. br. 3) иннервировался n. visceralis 3. s. n. maxillaris n. trigemini II (N. visc. 3. = V_2'); 4-й висцеральный сегментъ (A. pr. br. 2) иннервировался n. visceralis 4. s. r. mandibularis n. trigemini II (N. visc. 4. = V_2''); 5-ый висцеральный (A. pr br. 1) сегментъ иннервировался n. visceralis 5. s. tr. hyomandibularis n. facialis (N. visc. 5., VII); 6-ой висцеральный сегментъ (1-й жаберный) (A. br. 1) иннервировался n. visceralis 6. s. r. branchialis n. glossopharyngei (N. visc. 6., IX); наконецъ, всѣ висцеральные сегменты, лежавшіе далѣе назадъ, иннервировались висцеральными нервами, которые отходили отъ tr. branchialis n. vagi (n. n. viscerales 7—18. N. visc. 7—N. visc. 12 и т. д.).

сохранилась цѣликомъ только у циклостомъ, а у гнатостомъ она исчезла въ заднихъ жаберныхъ нервахъ и сохранилась только въ тройничномъ нервѣ. Обратное предположеніе, т. е. что первичнымъ является строеніе, характерное для гнатостомъ, и что у циклостомъ заново развились соматически-чувствующіе компоненты въ заднихъ жаберныхъ нервахъ, по меньшей мѣрѣ, весьма мало вѣроятно; гораздо естественнѣе предположить, что всѣ жаберные нервы, а слѣдовательно, и тройничный, были построены первично по одному и тому же типу и что различіе между нимъ и слѣдующими жаберными нервами, наблюдаемое у гнатостомъ (т. е. отсутствіе соматически чувствующихъ волоконъ въ n. n. VII, IX и X), есть результатъ вторичной дифференцировки.

Джонстонъ, разбирая строеніе головныхъ нервовъ миноги, отмѣчаетъ, что trigeminus есть единственный нервъ, въ которомъ есть r. praetrematicus и за таковой онъ считаетъ n. maxillaris. Мнѣ это толкованіе, такъ называемой, верхнечелюстной вѣтви тройничнаго нерва миногъ представляется весьма мало вѣроятнымъ. Дѣло въ томъ, что r. praetrematici типичныхъ жаберныхъ нервовъ гнатостомъ (IX, X) являются висцерально-чувствующими нервами и не содержатъ висцерально-двигательныхъ волоконъ; напротивъ, r. r. posttrematici и у циклостомъ и у гнатостомъ содержатъ какъ висцерально-двигательныя, такъ и висцерально-чувствующія волокна. Кромѣ того, въ r. r. posttrematici циклостомъ есть соматически-чувствующія волокна. Если мы попробуемъ опредѣлить характеръ верхнечелюстной вѣтви тройничнаго нерва миногъ на основаніи компонентовъ его образующихъ, то мы найдемъ, что онъ имѣетъ гораздо больше сходства съ типичнымъ жабернымъ нервомъ миногъ (за таковой мы принимаемъ n. glossopharyngeus), чѣмъ съ r. praetrematicus гнатостомъ, что видно изъ слѣдующаго сопоставленія:

	Cyclostomata.		Gnathostomata.
	N. glosso-pharyngeus.	N. maxillaris V_2.	N. praetrematicus IX.
Somat. sens. . . .	+	+	—
Viscer. sens. . . .	+	—	+
Viscer. mot.	+	+	—

Мы видимъ, что сходства между, такъ называемымъ, r. maxillaris, n. trigemini и r. praetrematicus IX гнатостомъ нѣтъ, но что у него есть довольно значительное сходство съ типичнымъ жабернымъ нервомъ циклостомъ. Если мы примемъ, что, такъ называемая, верхнечелюстная вѣтвь (r. maxillaris V_2) есть гомодинамъ настоящаго жабернаго нерва типа миногъ (но не типа гнатостомъ), то этотъ выводъ будетъ стоять въ полномъ согласіи съ тѣми заключеніями, къ которымъ мы пришли на основаніи изслѣдованія скелета и мускулатуры этой области головы: дѣйствительно, висцерально-двигательныя волокна этого нерва иннервируютъ прежде всего мускулы 3-го преджабернаго сегмента. Такимъ образомъ, на основаніи строенія r. maxillaris trigemini II aut. миногъ, мы приходимъ къ выводу, что этотъ нервъ не соотвѣтствуетъ преджаберной вѣтви гнатостомъ, но представляетъ собой настоящій жаберный нервъ типа циклостомъ (гомологъ n. posttrematici гнатостомъ), и что, слѣдовательно, trigeminus II представляетъ собой два сегментальныхъ нерва. Мы это и выразили на схемѣ рис. 15, N. visc. 3 (V_2'), N. visc. (V_2''). Въ виду того, что этотъ нервъ сегментально принадлежитъ гомологу 1-й предчелюстной дуги гнатостомъ, нашей 3-й преджаберной дугѣ, мы могли бы его обозначить какъ n. praemaxillaris, но это названіе не очень подходитъ, такъ же какъ и другія, даваемыя образованіямъ этой области у миногъ. Дѣло въ томъ, что названія n. maxillaris, mandibularis, hyomandibularis и т. д. взяты отъ гнатостомъ, гдѣ имѣется развитой челюстной аппаратъ; онѣ были перенесены на циклостомъ при предположеніи, что ротовыя части этихъ животныхъ представляютъ собой видоизмѣненія челюстныхъ дугъ гнатостомъ. Теперь же, когда мы пришли къ выводу, что переднія висцеральныя дуги головы циклостомъ, а также ихъ мускулы и нервы, гомологичны переднимъ элементамъ висцеральнаго скелета и т. д. гнатостомъ, но что они никогда не были построены по типу челюстного аппарата послѣднихъ, а представляютъ собой видоизмѣненія индифферентныхъ висцеральныхъ дугъ, мускуловъ и нервовъ протокраніатъ, то примѣнять къ этимъ образо-

ваніямъ номенклатуру, взятую отъ гнатостомъ, является нерацiональнымъ, и соотвѣтствующее измѣненіе терминологіи становится очереднымъ вопросомъ. Установить такую терминологію является, конечно, дѣломъ нелегкимъ. Можетъ быть, это можно сдѣлать, принявъ за исходный принципъ гомологію между первой функціонирующей жаберной щелью цикло- и гнатостомъ и обозначая всѣ лежащіе впереди отъ нея элементы, какъ преджаберные или предбранхіальные, и нумеруя ихъ сзади напередъ, какъ мы это сдѣлали по отношенію къ мускуламъ и висцеральнымъ дугамъ, т. е. обозначая такъ называемый r. hyomandibularis циклостомъ, какъ n. praebranchialis I, r. r. mandibulares, какъ r. r. praebranchiales II, и r. maxillaris, какъ r. praebranchialis III и т. д.

Мы пришли къ выводу, что впереди отъ 2-й преджаберной дуги у предковъ и циклостомъ и гнатостомъ существовало, по крайней мѣрѣ, три висцеральныхъ сегмента съ висцеральными щелями, дугами, мускулатурой и т. д. Въ n. maxillaris aut. (n. praebranchialis III) мы имѣемъ нервъ наиболѣе задняго изъ этихъ трехъ переднихъ метамеровъ и весьма интереснымъ является вопросъ о томъ, не сохранились ли у эмбріоновъ циклостомъ или гнатостомъ слѣды висцеральныхъ нервовъ болѣе впереди лежавшихъ дугъ?

Къ сожалѣнію, мнѣнія авторовъ относительно этого вопроса расходятся такъ, что въ настоящее время трудно придти къ вполнѣ опредѣленному заключенію. Купферъ (1895), какъ извѣстно, признаетъ въ головѣ зародышей миногъ два разряда гангліевъ, а именно, верхніе (главные) и нижніе эпибранхіальные гангліи головы. На своихъ рисункахъ (Купферъ, 1895, рис. 34, 35, 45) онъ между 1-мъ и 2-мъ тройничными нервами изображаетъ снабженный эпибранхіальнымъ гангліемъ нервъ, который онъ обозначаетъ какъ n. abducens; n. trochlearis, по его наблюденіямъ, входитъ въ ганглій trigemini 1-го. На область впереди отъ личного нерва, т. е. на trigeminus I, abducens и trigeminus II, въ общемъ приходится пять эпибранхіальныхъ гангліевъ, и мы должны бы (такъ какъ каждый такой ганглій соотвѣтствуетъ жаберной щели) признать въ этой области 5 жа-

берныхъ щелей. Но наблюденія Купфера не были подтверждены весьма обстоятельными изслѣдованіями Кольцова, который не нашелъ ни множественности корней, описываемой Купферомъ для группы тройничнаго нерва, ни нерва между n. n. trigeminus I и II (abducens Купфера), ни описываемыхъ Купферомъ эпибранхіальныхъ плакодъ; рисунки Купфера (рис. 34 и 35) онъ считаетъ схемами, иллюстрирующими взгляды автора, но не передающими дѣйствительнаго состоянія вещей. По мнѣнію Кольцова, въ разсматриваемой нами области существуютъ только два ганглія, а именно, гангліи trigemini I и II, и только двѣ соотвѣтствующихъ имъ плакоды. То, что Купферъ считаетъ за ганглій и стволъ n. abducens, Кольцовъ признаетъ скопленіемъ мезенхимы, къ нервной системѣ отношенія не имѣющимъ. Послѣ Кольцова головные нервы разсматриваемой нами области были изслѣдованы Бѣлоголовымъ (1911) въ его работѣ о сегментальномъ положеніи границы черепа у Sauropsida. Между trigeminus I и II у личинки миноги, по его мнѣнію, находится самостоятельный ophtalmicus profundus, который вступаетъ въ связь съ r. velaris и r. maxillaris trigemini II; r. velaris съ другой стороны образуется вѣтвью ophtalmici superficialis (Бѣлоголовый,=ophtalmicus profundus autorum); такимъ образомъ, тройничный нервъ, по Бѣлоголовому, образованъ у миноги тремя нервами, а именно, n. n. ophtalmici superficialis (profundus autorum) и profundus и n. mandibularis: онъ даетъ реконструкцію этихъ нервовъ. Послѣ Бѣлоголоваго эта область была изслѣдована у зародышей миноги Гетте (1914), который не подтверждаетъ фактическихъ результатовъ Бѣлоголоваго; онъ описываетъ тѣ же гангліи (1-й и 2-й тройничные нервы съ тѣми же вѣтвями), что и Кольцовъ (1901). Между этими нервами находится средній участокъ общей плакоды тройничнаго нерва, т. е. эктодермическаго утолщенія, которое затѣмъ распадается на мезенхиму; тѣхъ связей, которыя рисуетъ Бѣлоголовый, Гетте не описываетъ. Такъ какъ вопросъ о полимеріи нервовъ этой области меня, по изложеннымъ выше причинамъ, весьма интересовалъ, то я изслѣдовалъ эти нервы на различныхъ

стадіяхъ развитія, а особенно на тѣхъ, на которыя ссылается Бѣлоголовый (1911), но не могъ найти тѣхъ картинъ, которыя онъ описываетъ; между двумя гангліями 1-го и 2-го тройничныхъ нервовъ я не нашелъ ни нервовъ, ни тѣхъ связей, которыя описываетъ Бѣлоголовый. Мои наблюденія въ общемъ примыкаютъ къ наблюденіямъ Кольцова, но тѣмъ не менѣе я думаю, что рудименты предчелюстныхъ нервовъ у зародышей миноги есть.

Я уже упоминалъ, что на извѣстныхъ стадіяхъ развитія отъ ганглія 1-го тройничнаго нерва отходитъ очень короткая вентральная вѣтвь; на рис. 18, табл. VI (Сѣверцовъ, 1916) она обозначена звѣздочкой (*) и еще яснѣе видна на рис. 19 табл. VI. По положенію и направленію этой вѣтви съ большимъ вѣроятіемъ можно предположить, что мы здѣсь имѣемъ рудиментарную висцеральную вѣтвь 1-го тройничнаго нерва. Но если предчелюстная вѣтвь trigemini II [Visc. 3 (V'_2)] представляетъ собой нервъ 3-й преджаберной дуги, то очевидно, что разсматриваемая вѣтвь (рис. 15, N. visc. 2, V'_1) должна относиться къ болѣе ростральнолежащему сегменту висцеральной области, а именно, къ 4-му преджаберному сегменту (A. pr. br. 4, рис. 15) протокраніатъ. Эта вѣтвь trigemini I является чисто эмбріональной и рудиментарной и не участвуетъ въ иннервацiи висцеральной мускулатуры передней части головы; мы знаемъ, что эта мускулатура у пескоройки иннервируется r. maxillaris (по нашей номенклатурѣ 3-й преджаберной вѣтвью) 2-го тройничнаго нерва (N. visc. 3). Я думаю, что этотъ послѣдній (r. maxillaris = praebranchialis III mihi trigemini II) представляетъ собой n. collector, въ который вошли соматически-чувствующіе и висцерально-двигательные компоненты редуцировавшихся переднихъ нервовъ головы (т. е. нервовъ 4-го и 5-го преджаберныхъ сегментовъ, рис. 15), отъ которыхъ сохранились только рудименты. Одинъ такой рудиментъ мы только что указали (V_1, N. visc. 2); другой, по всей вѣроятности, представлявшій собой нервъ 5-го предчелюстного сегмента головы общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, есть открытый Третьяковымъ рудиментарный n. mesocephalicus [рис. 15, N. visc.

(Mes.)]. Открытіе это представляетъ весьма большой интересъ, такъ какъ вполнѣ подтверждаетъ мнѣніе о существованіи нервныхъ сегментовъ впереди отъ trigeminus II.

У миногъ не найдено n. terminalis, который, повидимому, является характернымъ для головы низшихъ гнатостомъ, и поэтому я не могу высказать опредѣленнаго мнѣнія по вопросу о томъ, представлялъ ли этотъ нервъ первичный нервъ головы протокраніатъ или нѣтъ. Это тѣмъ труднѣе сдѣлать, что самая природа n. terminalis еще далеко не можетъ считаться выясненной; мы не знаемъ, имѣемъ ли мы здѣсь болѣе или менѣе редуцированный сегментальный нервъ головы или вторичное расчлененіе обонятельнаго нерва, что мнѣ лично, на основаніи моихъ наблюденій надъ этимъ нервомъ у *Ceratodus*, кажется мало вѣроятнымъ.

Резюмируя все сказанное, мы приходимъ къ выводу, что циклостомы представляютъ гораздо болѣе примитивную фазу эволюціи периферической нервной системы, чѣмъ гнатостомы, и позволяютъ возстановить весьма существенныя черты строенія периферическихъ нервовъ туловища и головы общихъ предковъ тѣхъ и другихъ (протокраніатъ, рис. 15). Важнымъ признакомъ примитивной организаціи периферической нервной системы протокраніатъ мы должны признать раздѣльность спинныхъ и брюшныхъ корешковъ въ туловищной области тѣла: въ туловищѣ и въ головѣ у нихъ нервы были построены по одному и тому же типу. Этотъ типъ строенія въ нѣсколько измѣненномъ видѣ сохранился у миногъ, но весьма значительно измѣнился у гнатостомъ, у которыхъ въ туловищѣ произошло соединеніе брюшныхъ и спинныхъ корней и дальнѣйшая дифференцировка спинномозговыхъ нервовъ, благодаря развитію конечностей и ихъ сплетеній, развитію затылочной области, т. е. вторичному присоединенію туловищныхъ нервовъ къ го-

ловѣ и т. д. Что касается до собственно черепныхъ нервовъ, то мы можемъ предположить, что у протокраніатъ былъ полный рядъ соматически-двигательныхъ нервовъ головы, причемъ передніе изъ этихъ нервовъ уже были спеціализованы, т. е. изъ индифферентныхъ спинномозговыхъ соматически-двигательныхъ нервовъ превратились въ типичные нервы глазныхъ мускуловъ. Болѣе позади лежащіе нервы уже у протокраніатъ образовали двигательные нервы подъязычной мускулатуры, которые, огибая жаберную коробку вслѣдъ за подъязычной мускулатурой, сзади перешли на брюшную сторону жабернаго аппарата; отмѣтимъ, что строеніе и иннервація этой мускулатуры у циклостомъ свидѣтельствуютъ о томъ, что развитіе подъязычныхъ мускуловъ и нервовъ произошло на стадіи эволюціи, когда эта область еще не вошла въ составъ головы.

При разборѣ вопроса о смѣшанныхъ (жаберныхъ) нервахъ протокраніатъ мы должны исходить, во-первыхъ, изъ того положенія, что каждый изъ этихъ нервовъ былъ первоначально сегментальнымъ висцеральнымъ нервомъ (рис. 15, N. visc. 1—18), т. е. нервомъ одного жабернаго метамера (т. е. висцеральной щели, дуги, сегмента мускулатуры и т. д.). Число этихъ жаберныхъ сегментовъ было значительно больше въ передней области головы, чѣмъ у современныхъ циклостомъ и гнатостомъ, т. к. у протокраніатъ передніе висцеральные сегменты не измѣнили еще свою функцію и не превратились еще въ части ротового аппарата, какъ у циклостомъ и гнатостомъ, а были еще настоящимъ жабернымъ аппаратомъ, исполнявшимъ дыхательную функцію. Изъ этого послѣдняго положенія вытекаетъ, что и нервы этихъ преджаберныхъ (предслуховыхъ) висце-

ральныхъ сегментовъ были настоящими жаберными нервами. Мы выше описали компоненты, изъ которыхъ состоитъ типичный жаберный нервъ миноги, и мы имѣемъ всѣ основанія думать, что и у протокраніатъ жаберный нервъ состоялъ изъ тѣхъ же элементовъ, т. е. изъ соматически-чувствующаго компонента (содержащаго въ свою очередь общечувствующіе элементы спеціальные для органовъ боковой линіи), висцерально-чувствующаго и висцерально-двигательнаго компонента; такое же строеніе было и у переднихъ нервовъ головы протокраніатъ, которые у современныхъ циклостомъ и гнатостомъ измѣнили свою функцію, превратившись изъ жаберныхъ нервовъ въ нервы ротового аппарата. Что касается до числа черепныхъ нервовъ, то мы имѣемъ всѣ основанія думать, что оно было у протокраніатъ больше того, которое мы находимъ у современныхъ формъ. Правда, подъязычный нервъ еще не вошелъ въ голову, и n. n. vagus, glossopharyngeus (N. visc. 6) и facialis (N. visc. 5) были построены у нихъ по тому же типу, какъ у современныхъ формъ. Если блуждающій нервъ представляетъ собой, какъ думаютъ многіе авторы, комплексъ сегментальныхъ нервовъ (рис. 15, N. visc. 8—18) и соотвѣтствуетъ нѣсколькимъ слившимся жабернымъ нервамъ [1]), то измѣненія (концентрація), приведшія къ этому состоянію, произошли еще у предковъ протокраніатъ. Что касается до n. trigeminus II, то онъ, по всей вѣроятности, былъ представленъ двумя жаберными нервами (рис. 15, N. visc. 3, N. visc. 4), иннервировавшими 2-ой и 3-й преджаберные сегменты головы.

[1]) Facialis и glossopharyngeus несомнѣнно соотвѣтствовали каждый одному висцеральному сегменту.

Далѣе, впередъ лежащіе висцеральные сегменты иннервировались, по всей вѣроятности вѣтвями n. trigemini I (4-й преджаберный сегментъ, n. visceralis 2, рис. 15, VI, N., visc. 2) и n. mesocephalici (Третьяковъ, 1915) (5-ый преджаберный сегментъ, n. visceralis 1, рис. 15, N. visc. 1 mes). Каждый изъ этихъ висцеральныхъ нервовъ Protocraniata имѣлъ только посттрематическую вѣтвь, проходившую позади жаберной щели: преджаберныя вѣтви у нихъ не были развиты. Очень вѣроятно также, что и дифференцировки на кожно-мускульную и висцеральную вѣтвь, которую мы встрѣчаемъ у миногъ и которая, вѣроятно, связана съ развитіемъ обширныхъ и глубокихъ жаберныхъ мѣшковъ типа Cyclostomata, у протокраніатъ также не было.

Нервы боковой линіи были, по всей вѣроятности, дифференцированы по тому же типу, какъ и у современныхъ низшихъ позвоночныхъ; въ детали распредѣленія ихъ я здѣсь входить не буду.

Органы чувствъ [1]).

Органы боковой линіи.

Несмотря на то, что органы боковой линіи циклостомъ были изслѣдованы цѣлымъ рядомъ ученыхъ, едва ли можно сказать, что вопросы, связанные съ ихъ морфологіей и гистологіей, разрѣшены въ достаточной степени.

[1]) Текстъ настоящей работы былъ уже написанъ, когда появилась обширная работа Третьякова (1915): „Органы чувствъ рѣчной миноги". Для меня эта работа была весьма интересна не только потому, что въ ней при помощи современной техники неврологическаго изслѣдованія были заново изслѣдованы органы чувствъ миноги и получены интересные фактическіе результаты, но и потому, что авторъ, совершенно независимо отъ меня (повидимому, ему остались неизвѣстны мои предварительныя сообщенія о развитіи скелета миноги) и на основаніи изслѣдованія совершенно другихъ системъ органовъ, пришелъ къ весьма сходнымъ со мной выводамъ относительно при-

Послѣдній изслѣдователь, подробно и весьма обстоятельно изслѣдовавшій органы чувствъ миноги, Третьяковъ (1915), указываетъ на значительныя трудности, встрѣчающіяся при сравненіи органовъ боковой линіи миноги съ таковыми же органами рыбъ и амфибій, въ виду недостаточной изслѣдованности вопроса. У миноги въ кожѣ развиты какъ свободныя нервныя окончанія, такъ и органы слухо-боковой системы (нервныя ямки) и спеціальные органы въ видѣ конечныхъ почекъ (Джонстонъ, 1902; Фикальби, 1914) [1]). Органы боковой линіи миноги построены по тому же типу, какъ органы боковой линіи рыбъ, и иннервируются тѣми же нервами, но въ общемъ построены гораздо проще; строеніе ихъ далеко не достигаетъ той степени дифференцировки, которую мы находимъ у весьма многихъ рыбъ. У миногъ органы боковой линіи представлены неглубокими ямками, на днѣ которыхъ помѣщаются чувствующія клѣтки, раздѣленныя опорными клѣтками. Для насъ весьма интересно, что Третьяковъ, лично ихъ изслѣдовавшій при помощи современной методики неврологическаго изслѣдованія, отмѣчаетъ, что „кожные чувствительные аппараты миноги ни въ комъ изъ числа изслѣдовавшихъ ихъ авторовъ не возбуждали представленій объ ихъ рудиментарномъ ха-

митивности строенія циклостомъ. Въ частности, онъ точно такъ же, какъ и я, признаетъ первичную парность органа обонянія миногъ и отчасти на основаніи тѣхъ же фактовъ (присутствіе срединной перегородки въ органѣ обонянія пескоройки, фактъ, что эта перегородка покрыта обыкновеннымъ, а не обонятельнымъ эпителіемъ и т. д.). Первая часть моей работы, въ которой содержится описаніе моихъ наблюденій была сдана въ печать задолго до выхода въ свѣтъ работы Третьякова, но по независящимъ обстоятельствамъ появилась позднѣе. Я отмѣчаю этотъ фактъ, чтобы установить независимость нашихъ результатовъ другъ отъ друга; само собой разумѣется, что формальный пріоритетъ (поскольку наши изслѣдованія совпадаютъ) принадлежитъ Д. К. Третьякову. Такъ какъ ходъ моей аргументаціи, поскольку дѣло касается органа обонянія, нѣсколько иной чѣмъ у него, то я оставляю этотъ отдѣлъ въ значительной степени неизмѣненнымъ. Въ отдѣлѣ объ органахъ чувствъ, я буду касаться литературы вопроса только очень коротко, такъ какъ у Третьякова она приведена весьма подробно.

[1]) Цитировано по Третьякову (1915).

рактерѣ", т. е. другими словами, мы должны признать, что отмѣченная простота строенія этихъ органовъ есть признакъ примитивной организаціи. Основныя черты сходства въ строеніи и распредѣленіи этихъ органовъ у циклостомъ и гнатостомъ, повидимому, указываютъ на то, что эти органы представляютъ собой очень древнія образованія, которыя были уже развиты у общихъ предковъ всѣхъ позвоночныхъ, т. е. у протокраніатъ. Мы можемъ съ большой степенью вѣроятности заключить, что у протокраніатъ существовали чувствующіе органы, въ общемъ подобные органамъ боковой линіи циклостомъ, но еще болѣе просто устроенные и расположенные вдоль слѣдующихъ нервовъ: r. lateralis n. vagi. и r. r. ophtalmicus, buccalis и hyomandibularis n. facialis.

Органъ обонянія.

Весьма интереснымъ представляется вопросъ объ органѣ обонянія. Какъ извѣстно, Геккелемъ и Купферомъ была въ свое время выставлена гипотеза о первичной монориніи предковъ позвоночныхъ; эту гипотезу, какъ мнѣ кажется, приходится оставить и признать, что непарность обонятельнаго органа вторично пріобрѣтена циклостомами (Третьяковъ, 1915, Сѣверцовъ, 1916). За то, что предки циклостомъ первично имѣли двѣ обонятельныхъ ямки, говоритъ, во-первыхъ, парность обонятельныхъ нервовъ, которые, какъ извѣстно, растутъ отъ периферіи къ центру, во-вторыхъ, парность обонятельныхъ центровъ въ мозгу и, въ третьихъ, развитіе медіальной перегородки въ обонятельномъ мѣшкѣ миноги. Запоздалое появленіе этой перегородки въ онтогенезѣ, какъ мнѣ кажется, безъ натяжки, мы можемъ объяснить ея рудиментарнымъ состояніемъ. Кромѣ того, мы знаемъ, что весьма многіе органы передней части головы миноги (напримѣръ, части ротового скелета) развиваются весьма поздно въ онтогенезѣ.

При сравненіи органа обонянія циклостомъ и гнатостомъ обыкновенно не принимаютъ въ соображеніе, что между обѣими формами существуютъ весьма существен-

ныя различія. Между тѣмъ, эти различія настолько существенны, что не имѣя ихъ въ виду, совершенно невозможно приравнивать эти два органа другъ къ другу безъ дальнѣйшихъ оговорокъ. Обонятельныя ямки рыбъ закладываются какъ парныя углубленія, выстланныя утолщеннымъ эпителіемъ, на передней части головы; образуются эти обонятельныя ямки на вентральной, боковой или дорсальной поверхности [положеніе ихъ у селахій видно на рис. 9 и 10 (Nas.)]. Отверстіе канала гипофизы (Hyp.) находится позади обонятельныхъ ямокъ (каудально), въ медіальной плоскости и открывается внутри полости рта. Если мы возьмемъ раннія стадіи развитія циклостомъ, то увидимъ въ существенныхъ чертахъ то же расположеніе (рис. 6, Nas.), но съ тѣмъ различіемъ, что обонятельныхъ ямокъ не двѣ, а одна. Этотъ обонятельный органъ эмбріоновъ миноги представляетъ собой неглубокую ямку, къ краямъ которой подходятъ справа и слѣва обонятельные нервы. Отверстіе канала гипофизы такъ же, какъ у гнатостомъ, лежитъ на медіальной линіи, вентро-каудально отъ отверстія обонятельной ямки и отдѣлено отъ него нѣкоторымъ промежуткомъ. Но дальнѣйшее развитіе органовъ интересующей насъ области идетъ по дивергентнымъ путямъ. У гнатостомъ обонятельныя ямки, въ общемъ, вполнѣ сохраняютъ свою самостоятельность; онѣ весьма сильно растутъ, болѣе или менѣе сдвигаются въ связи съ общимъ измѣненіемъ формы головы (что у различныхъ рыбъ происходитъ весьма различно) и строеніе ихъ осложняется образованіемъ складокъ и дифференцировкой ноздрей и т. д.; но онѣ не вступаютъ въ связь съ сосѣдними органами и въ образованіи дефинитивнаго органа обонянія принимаютъ участіе только обонятельныя ямки и сравнительно небольшіе участки непосредственно окружающихъ тканей. Благодаря характерному для гнатостомъ разростанію прегипофизарнаго отдѣла головы (объ этомъ мы уже упоминали), разстояніе между отверстіями обонятельныхъ ямокъ и гипофизой въ теченіе индивидуальнаго развитія увеличивается (ср. рис. 9 и 10).

У циклостомъ развитіе идетъ въ совершенно другомъ направленіи; а именно, у нихъ, какъ мы уже говорили,

развивается прогрессивно участокъ эмбріональной ротовой полости, который первично лежитъ каудально отъ отверстія гипофизы (рис. 6., С.) и образуетъ, такъ называемую, верхнюю губу пескоройки (рис. 8, С.); при этомъ выводной каналъ гипофизы не атрофируется (Нур.), а сохраняется. Ходъ развитія этихъ образованій ясно виденъ изъ сопоставленія рисунковъ 6, 7, и 8, на которыхъ штриховкой обозначены соотвѣтственныя части. Въ составъ, такъ называемаго, обонятельнаго мѣшка миноги входятъ, такимъ образомъ, во-первыхъ, первичная обонятельная ямка, выстланная обонятельнымъ эпителіемъ (Nas.), во-вторыхъ, участокъ дорсальной стѣнки ротовой полости (рис. 6—8, В.), въ третьихъ, отверстіе гипофизы (Нур.) и, въ четвертыхъ, нѣкоторый участокъ первичной ротовой полости (А.), лежавшій позади отверстія гипофизы и теперь, благодаря развитію, такъ называемой, верхней губы, сдѣлавшійся передней стѣнкой обонятельной ямки. Такимъ образомъ, обонятельный мѣшокъ миноги соотвѣтствуетъ не только обонятельнымъ ямкамъ гнатостомъ, но и участку между обонятельными ямками и отверстіемъ гипофизы (Нур.), т. е. у селахій нѣкоторой части рыла и передней части нёба, и нѣкоторому участку нёба позади гипофизы. Но въ такомъ случаѣ, такъ называемое, обонятельное отверстіе циклостомъ (назо-гипофизарное отверстіе mihi) никоимъ образомъ не соотвѣтствуетъ (морфологически) наружному носовому отверстію (ноздрямъ) рыбъ (хотя физіологически оно выполняетъ эту функцію), но есть образованіе sui generis. Если же это отверстіе не есть гомологъ наружныхъ ноздрей рыбъ, то мы должны поставить вопросъ о томъ, гдѣ же находятся эти гомологи у циклостомъ? Рис. 16, представляющій горизонтальный разрѣзъ черезъ, такъ называемый, обонятельный мѣшокъ пескоройки, даетъ намъ недвусмысленный отвѣтъ на этотъ вопросъ. На этомъ рисункѣ мы видимъ отверстіе обонятельнаго назо-гипофизарнаго мѣшка пескоройки (N. hyp.), которое ведетъ въ протокъ, открывающійся, въ свою очередь, въ полость; полость эта (C. Nas.) раздѣлена перегородкой (sept. N.), отходящей отъ ея задней стѣнки, на два углубленія (C. v. N.).

Внутренняя, наружная и задняя стѣнка каждаго углубленія выстлана обонятельнымъ эпителіемъ, передняя стѣнка состоитъ изъ обыкновеннаго эпителія, не отличающагося отъ эпителія выводного протока. Точно также и переднее ребро вертикальной перегородки (S. N.) покрыто обык-

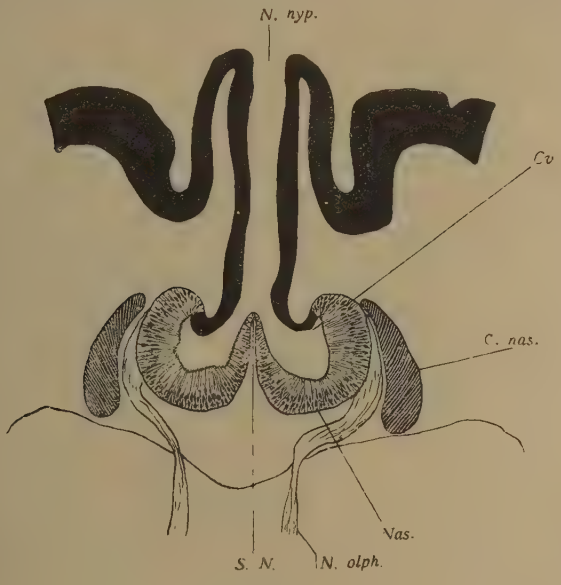


Рис. 16.

Поперечный разрѣзъ, проходящій черезъ назо-гипофизарный каналъ и обонятельную полость пескоройки; эпителій кожи обозначенъ чернымъ цвѣтомъ. Назогипофизарный каналъ (N. hyp.) ведетъ въ обонятельную полость, которая посредствомъ septum (S. N.) подраздѣлена на двѣ обонятельныхъ ямки, лѣвую и правую (Cv.). Эти ямки выстланы высокимъ обонятельнымъ эпителіемъ (Nas.), между тѣмъ какъ ребро перегородки между ними (S. N.) покрыто простымъ эпителіемъ, который обозначенъ (условно) зигзагообразной линіей; видны парные обонятельные нервы (N. olph.) и боковыя пластинки обонятельной хрящевой капсулы (C. nas.).

новеннымъ эпителіемъ. Такимъ образомъ, мы имѣемъ въ обоихъ углубленіяхъ два участка обонятельнаго эпителія, раздѣленныхъ перегородкой и полоской обыкновеннаго эпителія, или двѣ обонятельныхъ ямки [1]), открываю-

[1]) Фактъ, что правая и лѣвая обонятельныя полости пескоройки соединены полоской обонятельнаго эпителія (поперечная камера), я не могу считать серьезнымъ возраженіемъ противъ парности органа обоянія циклостомъ: это соединеніе является остаткомъ эмбріональнаго состоянія (концентраціи) и у взрослой формы исчезаетъ.

щіяся въ полость, такъ называемаго, обонятельнаго мѣшка. Но эта полость ограничена, какъ мы видѣли, спереди и сбоковъ (рис. 16), участками эпидермиса, которые у зародышей циклостомъ (рис. 6—8) и у гнатостомъ (какъ въ эмбріональномъ, такъ и во взрослом состояніи) представляютъ собой наружные покровы, граничащіе съ наружной средой. Полость эта, образовавшаяся вслѣдствіе разростанія, такъ называемой, верхней губы циклостомъ, морфологически никакого отношенія къ органу обоняніа не имѣетъ и представляетъ собой вторично углубленный участокъ внѣшней среды. Но если это такъ, то у пескоройки мы имѣемъ двѣ обонятельныя ямки, раздѣленныя перегородкой и открывающіяся въ полость вторично образовавшуюся и соотвѣтствующую внѣшней средѣ. Такимъ образомъ, такъ называемая, мононіния циклостомъ есть явленіе кажущееся, видимость котораго происходитъ вслѣдствіе вторичнаго процесса, а именно, образованія полости, въ которую открываются какъ парныя обонятельныя ямки, такъ и непарная гипофиза.

Правда, можно сказать, что обонятельный органъ циклостомъ онтогенетически закладывается какъ непарное образованіе и что перегородка въ немъ появляется сравнительно поздно. Лично я объясняю это запаздываніе какъ гетерохронію, связанную съ усиленной концентраціей органовъ данной области, ведущей къ образованію вторичной назо-гипофизарной полости и ея выводного протока. Примѣровъ такихъ гетерохроній мы знаемъ много.

Такимъ образомъ, какъ гнатостомы, такъ и циклостомы являются амфиринами (по терминологіи Геккеля) и разница между ними состоитъ не въ парности или непарности органа обоняніа (который всегда парный), а въ прогрессивномъ развитіи постгипофизарнаго отдѣла нёба у циклостомъ, которое ведетъ къ образованію, такъ называемой, верхней губы и вторичной назо-гипофизарной полости съ ея непарнымъ отверстіемъ.

Мы видимъ, что вопросъ о первичномъ устройствѣ органа обоняніа у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ (протокраніатъ) рѣшается весьма просто: мы мо-

жемъ принять, что у нихъ обонятельный органъ былъ устроенъ въ формѣ двухъ неглубокихъ обонятельныхъ ямокъ, выстланныхъ обонятельнымъ эпителіемъ, къ кото-

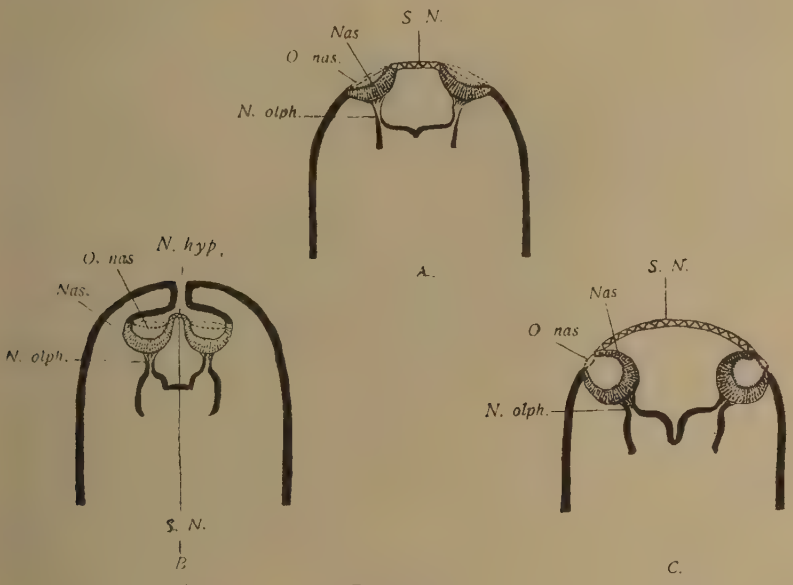


Рис. 17.

A, B, C. Три схемы, иллюстрирующія развитіе органовъ обоянія циклостомъ и гнатостомъ изъ органа обоянія протокраніатъ (фронтальные разрѣзы). Гомологичныя части обозначены одинаковыми условными знаками. У протокраніатъ (A) органъ обоянія представленъ парой неглубокихъ обонятельныхъ ямокъ (Nas.), находящихся на поверхности кожи и открывающихся непосредственно наружу (O. nas.); между ямками лежитъ участокъ индифферентной кожи (S. N.). У гнатостомъ (C.) обонятельныя ямки развились прогрессивно и сдѣлались глубже и больше, но отношенія ихъ къ сосѣднимъ частямъ остались тѣ же (Nas., O. nas., S. N.); онѣ занимаютъ латеральное положеніе на переднемъ концѣ головы. У циклостомъ (B.), напротивъ, обонятельныя ямки сблизились другъ съ другомъ, такъ что участокъ индифферентной кожи между ними (обозначенный во всѣхъ схемахъ зигзагообразной линіей) сталъ очень узокъ (S. N.). Отверстія обонятельныхъ ямокъ (O. nas.) открываются здѣсь не непосредственно наружу, какъ у гнатостомъ (C.), а въ назо-гипофизарную полость (N. hyp.), куда открывается и каналъ гипофизы; эта полость, развившаяся, какъ мы видѣли, главнымъ образомъ вслѣдствіе развитія постгипофизарнаго отдѣла циклостомъ (т. н. верхней губы, ср. рис. 6—8), сообщается съ наружной средой посредствомъ назо-гипофизарнаго канала.

рымъ подходили парные обонятельные нервы. У рыбъ это строеніе измѣнилось сравнительно мало, у циклостомъ весьма сильно, что и изображено нами на схемѣ рис. 17.

Органъ зрѣнія.

Глаза циклостомъ въ послѣднее время вновь изслѣдованы Студничкой (1912) и Можейко (1912). Студничка признаетъ, что глаза пескоройки представляютъ крайне примитивное строеніе, настолько примитивное, что авторъ сравниваетъ глаза пескоройки съ глазами планарій и причисляетъ ихъ къ типу „направляющихъ" глазъ (Richtungsaugen). Противъ этого заключенія возстаетъ, на основаніи собственныхъ изслѣдованій, Можейко, признающій, что глаза миногъ закладываются по тому же типу, какъ и глаза гнатостомъ, но что въ теченіе онтогенеза они испытываютъ дегенерацію. Но несмотря на эту дегенерацію, по его мнѣнію, въ глазахъ пескоройки имѣются указанія на весьма примитивное строеніе, т. е., другими словами, онъ думаетъ, что глаза циклостомъ дѣйствительно дегенерировали, но что высочайшая степень развитія, которой они когда либо достигали была ниже той, которой достигли современныя низшія гнатостомы. Какъ одинъ изъ признаковъ такого примитивнаго строенія, онъ отмѣчаетъ фактъ, что ретина циклостомъ содержитъ только одинъ сортъ зрительныхъ клѣтокъ, а именно, колбочки: палочекъ въ ней нѣтъ. Но въ ней имѣются гангліонарныя проводящія клѣтки, которыя, по мнѣнію Можейко, гомологичны палочкамъ и изъ которыхъ послѣднія можетъ быть и развились.

Весьма интересны результаты, къ которымъ пришелъ Третьяковъ (1915). Въ глазахъ миноги онъ рѣшительно не находитъ признаковъ редукціи и, наоборотъ, констатируетъ цѣлый рядъ особенностей, говорящихъ за ихъ примитивное строеніе. По мнѣнію Третьякова (1915), въ глазахъ миногъ существуетъ „распредѣленіе мышцъ и нервовъ, близкое къ предполагаемому исходному метамерному распредѣленію ихъ". Далѣе онъ говоритъ, что „именно въ строеніи и расположеніи нервныхъ элементовъ лучше всего сказывается примитивность строенія сѣтчатки миноги. Обиліе биполярныхъ клѣтокъ съ Ляндольтовыми отростками, отсутствіе разницы между биполярными клѣтками, появляющейся у другихъ животныхъ въ зависимости отъ связи

означенныхъ клѣтокъ только съ палочками или только съ колбочками, наружныя гангліозныя клѣтки, отсутствіе стратификціи нервныхъ развѣтвленій во внутреннемъ сѣтчатомъ слоѣ,—все это признаки очень низкой дифференцировки сѣтчатки миноги. Къ нимъ присоединяется одинаковый видъ наружныхъ члениковъ палочекъ и колбочекъ, сравнительно простое устройство окончаній палочковыхъ и колбочковыхъ волоконъ, отсутствіе внутренняго отдѣла и пластинчатыхъ чашковидныхъ отростковъ Мюллеровыхъ клѣтокъ. Въ деталяхъ гистологическаго устройства нервныхъ элементовъ, въ ихъ рыхлой неврофибриллярной сѣти, въ отсутствіи внутренней палочковой и колбочковой Колмеровой нити также сказывается примитивность гистологической дифференцировки сѣтчатки миноги. Наконецъ, въ сѣтчаткѣ миноги имѣются клѣтки, совершенство организаціи которыхъ также соотвѣтствуютъ именно общему низкому морфологическому состоянію сѣтчатки. Я подразумѣваю здѣсь фулькральныя клѣтки и межфулькральный волокнистый слой, исчезающіе при дальнѣйшихъ усовершенствованіяхъ сѣтчатки у позвоночныхъ животныхъ... Всѣ упомянутые выше признаки приводятъ къ необходимости признать сѣтчатку миноги наименѣе дифференцированной среди нормальныхъ сѣтчатокъ другихъ позвоночныхъ".

Эти изслѣдованія, въ виду ихъ детальности, очень важны для вопроса о филогенетической эволюціи и о строеніи парныхъ глазъ протокраніатъ: во-первыхъ, оказывается, что у циклостомъ существуютъ парные глаза сравнительно очень примитивнаго строенія, позволяющіе намъ отчасти судить объ уровнѣ развитія, который былъ достигнутъ парными органами зрѣнія общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ (протокраніатами), а, во-вторыхъ, они позволяютъ сказать, что протокраніаты имѣли сравнительно высоко развитые парные глаза; другими словами, эволюція глазъ позвоночныхъ произошла сравнительно рано, еще у предковъ протокраніатъ, что, какъ мнѣ кажется, имѣетъ весьма большое теоретическое значеніе для пониманія процесса эволюціи позвоночныхъ вообще. Мы приходимъ къ выводу, что прото-

краніаты имѣли парные глаза, построенные, въ общемъ, по типу современныхъ черепныхъ позвоночныхъ, т. е. инвертированные глаза съ типичной, хотя и сравнительно просто построенной, ретиной, съ пигментнымъ слоемъ и радужиной, сосудистой оболочкой, шаровиднымъ хрусталикомъ и прозрачной роговицей характернаго для черепныхъ позвоночныхъ строенія. Эти глаза были подвижны, т. е. передніе міотомы тѣла дифференцировались и превратились въ спеціально глазныя мышцы уже у предковъ протокраніатъ. Такимъ образомъ, мы съ полнымъ вѣроятіемъ можемъ сказать, что общіе предки циклостомъ и гнатостомъ имѣли сравнительно высоко развитые парные глаза.

Весьма интересныя указанія для характеристики органовъ зрѣнія протокраніатъ даютъ, такъ называемые, теменные глаза циклостомъ. Я отмѣчу результаты, полученные Денди (1907) относительно новозеландской *Geotria australis*: у этой формы, также какъ у нашихъ миногъ, два теменныхъ глаза, такъ называемые, пинеальный (правый) и парапинеальный (лѣвый) теменные глаза. Пинеальный глазъ, какъ извѣстно, представляетъ собой пузырекъ, передняя стѣнка котораго представляетъ собой свѣтопроницаемый слой (pellucida), а задняя—неинвертированную ретину, къ которой подходитъ зрительный нервъ, направляющійся, главнымъ образомъ, въ правый ganglion habenulae. Парапинеальный органъ помѣщается подъ пинеальнымъ и такъ же, какъ послѣдній, имѣетъ ретину и m. pellucida; но эти слои слабѣе дифференцированы и самый органъ меньше. Нервъ его направляется къ лѣвому g. habenulae. Эти два теменныхъ глаза, по Денди, представляютъ парные органы, т. е. правый и лѣвый глаза. Фактъ, что теменные глаза того же типа существуютъ и у гнатостомъ и въ нѣкоторыхъ случаяхъ (напримѣръ, у рептилій) развиты хорошо, заставляетъ насъ принять, что и у протокраніатъ эти глаза были развиты и функціонировали; послѣднее является тѣмъ болѣе вѣроятнымъ, что и Денди,

и Стýдничка (1905), и авторы, изслѣдовавшіе ихъ у гнатостомъ, предполагаютъ, что и у современныхъ формъ они не утратили своей функціи. Если это вѣрно, то протокраніаты имѣли двѣ пары глазъ, а именно, инвертированные снабженные хрусталикомъ и т. д. глаза и неинвертированные пинеальные глаза. Третьяковъ (1914) изслѣдовалъ теменные глаза пескоройки и миноги и дополнилъ имѣющіяся у насъ свѣдѣнія объ ихъ гистологическомъ строеніи нѣкоторыми интересными фактами: онъ находитъ, что „въ пинеальномъ органѣ миноги имѣются чувствительныя и гангліозныя клѣтки, но совершенно нѣтъ амакриновыхъ клѣтокъ. Свѣточувствительными приспособленіями являются, вѣроятно, особыя головки чувствительныхъ клѣтокъ. Въ парапинеальномъ органѣ также имѣются чувствительныя клѣтки, гангліозныя же клѣтки образуютъ особый, отграниченный отъ чувствительныхъ, нервный узелъ. Амакриновыхъ клѣтокъ также нѣтъ. Самымъ же интереснымъ наблюденіемъ я считаю присутствіе чувствительныхъ клѣтокъ не только въ нижней, но и въ верхней стѣнкахъ обоихъ органовъ. Такимъ образомъ, въ теменныхъ органахъ имѣются инвертированная и конвертированная сѣтчатки.... Вслѣдствіе этого я думаю, что самое большее, что можно въ данномъ случаѣ допустить, это происхожденіе теменныхъ и боковыхъ глазъ изъ одной общей почвы, но не безусловную и полную ихъ гомологію“ (?).

На основаніи этихъ данныхъ, намъ приходится принять, что протокраніаты имѣли двѣ пары глазъ, а именно: инвертированные боковые парные глаза съ хрусталикомъ, и неинвертированные, тоже, по всей вѣроятности, парные, теменные (пинеальные) глаза, лишенные хрусталика. Весьма возможно, что эти пинеальные глаза были болѣе древнимъ поколѣніемъ органовъ зрѣнія, существовавшимъ у очень отдаленныхъ предковъ позвоночныхъ. По мнѣнію Денди, эти теменные органы зрѣнія не давали образнаго зрѣнія, такъ какъ были лишены хрусталика. Если отсутствіе хрусталика въ теменныхъ глазахъ было дѣйствительно первичнымъ (а изслѣдованіе Третьякова говоритъ именно въ пользу этого предположенія), то развитіе хрусталика изъ эпидермиса кожи въ инвертированныхъ глазахъ,

благодаря которому у животныхъ развилась способность видѣть формы (образное зрѣніе), было, быть можетъ, именно однимъ изъ главныхъ факторовъ, которые обусловили прогрессивное развитіе инвертированныхъ глазъ и редукцію теменныхъ. Другимъ такимъ факторомъ было, по всей вѣроятности, развитіе мускуловъ глазного яблока.

Органъ слуха.

Какъ извѣстно, во внутреннемъ ухѣ циклостомъ существуютъ особенности, которыми оно весьма сильно отличается отъ уха гнатостомъ: вопросъ идетъ о томъ, представляютъ ли эти особенности черты примитивной организаціи или результатъ редукціи, которой предшествовало болѣе высокое состояніе, близкое къ тому, которое мы находимъ у рыбъ. Въ послѣднее время изслѣдователи, повидимому, склоняются къ первому мнѣнію. Г. Эйерсъ въ обширномъ изслѣдованіи объ органѣ слуха позвоночныхъ (1892) признаетъ, что внутреннее ухо циклостомъ представляетъ въ сравнительно неизмѣненномъ видѣ нѣкоторую опредѣленную низкую фазу филогенетической эволюціи органа слуха рыбъ, и что, судя по его строенію, мы можемъ возстановить въ его главныхъ чертахъ организацію этого органа у ихъ общихъ предковъ, т. е. нашихъ протокраніатъ. На основаніи его изслѣдованій можно предположить, что въ ухѣ послѣднихъ еще не было раздѣленія на sacculus и utriculus, а была общая utriculo-saccular'ная полость, въ которую впадали два полукружныхъ канала, а именно, передній и задній вертикальные каналы, въ которыхъ были развиты ампуллы. Горизонтальный полукружный каналъ еще не былъ развитъ, но ductus endolymphaticus уже существовалъ. Въ полости лабиринта были развиты слѣдующія скопленія нервныхъ окончаній: maculae acusticae utriculi et sacculi и двѣ cristae acusticae въ ампуллахъ полукружныхъ каналовъ. Изъ этой „циклостомной“ стадіи эволюціи органа слуха, по мнѣнію Г. Эйерса, развилось, благодаря послѣдующему осложненію, ухо рыбъ.

Я остановился на изслѣдованіяхъ Г. Эйерса потому, что этотъ авторъ даетъ разработанную гипотезу относительно филогенетической эволюціи уха позвоночныхъ, т. е. вопроса, который насъ здѣсь непосредственно интересуетъ. Послѣдующіе авторы пытались установить гомологію между различными отдѣлами внутренняго уха циклостомъ (въ частности миногъ) и гнатостомъ, при чемъ оказалось, что, несмотря на основное сходство въ строеніи и расположеніи частей, для проведенія такой гомологіи существуютъ значительныя затрудненія.

Р. Краузе (1906) на основаніи, главнымъ образомъ, эмбріологическихъ наблюденій пришелъ къ выводу, что слуховой лабиринтъ миногъ, по основнымъ чертамъ своего строенія, примыкаетъ ближе всего къ слуховому лабиринту селахій. Онъ отличаетъ въ немъ слѣдующіе отдѣлы: utriculus, recessus sacularis, sacculus-lagena, macula neglecta, два вертикальныхъ полукружныхъ канала и зачатокъ наружной ампуллы въ одномъ изъ нихъ. Студничка (1912), изслѣдовавшій, главнымъ образомъ, своеобразныя отоконіи миногъ, нѣсколько иначе гомологизируетъ отдѣлы внутренняго уха циклостомъ и гнатостомъ; въ разборъ этого спеціальнаго вопроса мы вдаваться не будемъ.

Третьяковъ (1915), изучавшій преимущественно гистологическое строеніе уха пескоройки и миноги и расположеніе въ нихъ слуховыхъ пятенъ, приходитъ къ выводу, что органъ равновѣсія и слуха миноги, сохраняя примитивное строеніе, въ болѣе чистомъ видѣ осуществленное у миксины, обнаруживаетъ значительную особенность, выражающуюся въ появленіи преддверія и во всѣхъ частностяхъ строенія, связанныхъ съ преддверіемъ. Тѣмъ не менѣе въ распредѣленіи передняго и задняго ампуллярныхъ гребней и слуховыхъ пятенъ у миноги нѣтъ нарушенія основного ихъ порядка у позвоночныхъ. Но высказывая эти выводы, Третьяковъ отмѣчаетъ, что „окончательное опредѣленіе тожества отдѣловъ лабиринта миноги съ таковыми другихъ позвоночныхъ невозможно, пока не выяснены способы и особенности окончанія нервныхъ волоконъ у представителей всѣхъ группъ позвоночныхъ“.

Такимъ образомъ, мы видимъ, что большинство авторовъ признаетъ примитивность строенія внутренняго уха циклостомъ.

Обсуждая вопросъ объ эволюціи органа слуха циклостомъ, Г. Эйерсъ развиваетъ гипотезу [1]), что слуховой лабиринтъ позвоночныхъ развился изъ каналовъ боковой линіи, и изъ этого выводитъ слѣдствіе, что такъ какъ у циклостомъ есть внутреннее ухо, то у ихъ предковъ должна была быть система каналовъ боковой линіи на подобіе той, которую мы встрѣчаемъ у рыбъ. У современныхъ циклостомъ эти каналы, по его мнѣнію, атрофировались и у нихъ остались только ряды простыхъ почечныхъ органовъ боковой линіи. Мнѣ это заключеніе не представляется необходимымъ, а гипотеза, что каналы боковой линіи, имѣющіе важное біологическое значеніе для водныхъ животныхъ, у циклостомъ атрофировались, кажется довольно невѣроятной. Если дѣйствительно органъ слуха филогенетически связанъ съ боковой линіей, то скорѣе можно себѣ представить, что въ средней части головы предковъ позвоночныхъ существовало двѣ генераціи органовъ боковой линіи: а именно, можно предположить, что первично эти органы въ видѣ скопленій чувствующихъ почекъ развились въ области теперешняго слухового нерва, который въ эту эпоху уже былъ отдѣленъ отъ личного, но еще не былъ спеціализованъ до такой степени, чтобы заслуживать это названіе: область слухового нерва была, такъ сказать, центромъ распространенія, изъ котораго органы боковой линіи, по всей вѣроятности, еще мало спеціализованные, распространились вдоль нервовъ впередъ, въ переднюю часть головы (область иннерваціи n. facialis) и назадъ, въ заднюю часть головы и въ туловище (область n. n. glossopharyngei и vagi). Если органы спе-

[1]) Третьяковъ, повидимому, склоняется къ тому, чтобы производить органъ слуха изъ системы отоцистъ. Эта гипотеза имъ не разработана; у низшихъ Chordata, какъ извѣстно, органовъ, подобныхъ отоцистамъ, нѣтъ.

ціальнаго кожнаго чувства (зачатки органовъ, изъ которыхъ развились и чувствующіе элементы органовъ слуха и органы боковой линіи) образовались первоначально въ области слуховаго нерва и представляли, такъ сказать, первую генерацію подобныхъ органовъ въ головѣ позвоночныхъ, то естественно предположить, что и дальнѣйшая эволюція, т. е. углубленіе ихъ подъ кожу, произошла въ этой области раньше сравнительно съ болѣе поздно возникшими органами чувствъ личного, язычноглоточнаго и блуждающаго нервовъ. Другими словами, я предполагаю, что образованіе первичнаго органа слуха позвоночныхъ (т. е. слухового пузырька, гораздо болѣе примитивнаго, чѣмъ ухо циклостомъ) произошло на стадіи, когда спеціализація нервныхъ окончаній facialis, glossopharyngei и vagi только еще начиналась; органъ слуха (область спеціализованныхъ органовъ кожнаго чувства n. acustici) углубился въ кожу, а за это время въ областяхъ нѣкоторыхъ чувствующихъ вѣтвей нервовъ (VII, IX, X), лежащихъ впереди и позади, развились точно такія же спеціализованныя нервныя окончанія, которыя первоначально дали нервныя почки (типъ циклостомъ), а затѣмъ углубились въ каналы боковой линіи (гнатостомы). Эта гипотеза, т. е. предположеніе, что слуховая область головы, была центромъ, изъ котораго впередъ и назадъ пошло развитіе спеціализованныхъ органовъ кожнаго чувства, и что эти органы развивались въ опредѣленной филогенетической послѣдовательности, сначала въ слуховой области (1-ая генерація), а затѣмъ впереди и позади ея (2-ая генерація),—объясняетъ, какъ мнѣ кажется, лучше, чѣмъ предположеніе Эйерса, факты существованія у циклостомъ внутренняго уха и отсутствія у нихъ каналовъ боковой линіи.

Резюмируя выводы, къ которымъ мы пришли относительно строенія органовъ чувствъ предковъ современныхъ позвоночныхъ, мы можемъ сказать, во-первыхъ, что уже у этихъ весьма примитивныхъ формъ эти органы стояли на сравнительно высокой стадіи развитія: у нихъ была развита и система кожныхъ органовъ чувствъ (боковая линія) и органы обоняніа, зрѣнія и слуха того же типа, который мы находимъ у современныхъ позвоночныхъ. Правда, высота развитія этихъ органовъ была далеко неодинакова: органы боковой линіи были, по всей вѣроятности, представлены весьма просто устроенными почками; органы обоняніа—парными и, вѣроятно, также весьма примитивно устроенными обонятельными ямками. Органы зрѣнія были построены по типу циклостомъ, т. е. это были типичные парные глаза съ инвертированной ретиной, эпидермическимъ хрусталикомъ и типично развитыми глазными мускулами; кромѣ этихъ глазъ, въ качествѣ функціонирующихъ органовъ зрѣнія существовали еще, по всей вѣроятности, теменные глаза съ неинвертированной ретиной, лишенные хрусталика (Денди). Наконецъ, ухо было построено по только что описанному нами типу, т. е. стояло на сравнительно низкой стадіи филогенетической эволюціи, но въ немъ уже были намѣчены главные отдѣлы слухового лабиринта (полукружныхъ каналовъ было не болѣе двухъ).

Принимая во вниманіе это строеніе органовъ высшихъ чувствъ предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ, мы должны признать, что уже эти животныя имѣли типично развитые органы далекихъ чувствъ, дававшіе имъ и разнообразныя и сравнительно обширныя свѣдѣнія объ окружающемъ мірѣ; при этомъ мы имѣемъ полное основаніе думать, что эти органы у предковъ протокраніатъ развились сравнительно давно, т. е. что прогрессивная эволюція организаціи протокраніатъ началась съ этихъ органовъ.

Исходя изъ органовъ такого строенія, органы чувствъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ измѣнились въ весьма различной степени: органы боковой линіи остались сравнительно мало развитыми у циклостомъ, но сильно прогрессировали у рыбъ; органы обонянія мало измѣнились у рыбъ (они увеличились и ихъ обонятельная поверхность стала больше, вслѣдствіе образованія складокъ) и весьма сильно измѣнились у циклостомъ, благодаря связи съ гипофизой и развитію непарной назогипофизарной полости; парные глаза сильно прогрессировали у гнатостомъ и нѣсколько редуцировались у циклостомъ (миксины), между тѣмъ какъ теменные глаза въ большей или меньшей степени редуцировались у тѣхъ и другихъ. Внутреннее ухо измѣнилось сравнительно мало при дифференцировкѣ циклостомъ, но весьма сильно прогрессировало у гнатостомъ.

Общіе покровы.

Мы весьма коротко можемъ коснуться вопроса объ общихъ покровахъ и о тѣхъ выводахъ, которые можно сдѣлать относительно строенія этой системы у протокраніатъ. У циклостомъ кожа построена весьма просто и на ней (за исключеніемъ полости рта) нѣтъ скелетныхъ образованій, вслѣдствіе чего предположеніе, что мы здѣсь имѣемъ примитивное строеніе кожи, унаслѣдованное отъ общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, является весьма естественнымъ. Само собой разумѣется, что въ кожѣ циклостомъ есть нѣкоторые признаки спеціализаціи, выработанные въ теченіе ихъ собственной эволюціи и не существовавшіе у протокраніатъ (можетъ быть, сюда надо отнести обиліе въ ихъ кожѣ одноклѣточныхъ железъ). Мы можемъ предположить, что протокраніаты обладали общими покровами, состоявшими изъ многослойнаго эпидермиса съ одноклѣточными железами и сравнительно просто устроенной cutis.

Весьма интереснымъ, но вмѣстѣ съ тѣмъ и весьма загадочнымъ, представляется вопросъ о роговыхъ зубахъ циклостомъ. Э. Леннбергъ (1905), сопоставивъ всѣ

взгляды на строеніе и развитіе чисто эпидермическихъ роговыхъ зубовъ циклостомъ, приходитъ къ выводу, что ихъ нельзя гомологизировать съ зубами селахій или какихъ либо иныхъ рыбъ. Если это такъ, то мы не имѣемъ никакихъ основаній думать, что у циклостомъ былъ когда либо кожный скелетъ типа плакоидныхъ или иныхъ костныхъ чешуй и что этотъ скелетъ у нихъ атрофировался и замѣнился скелетомъ роговыхъ зубовъ. Относительно послѣднихъ вопросъ состоитъ въ томъ, представляютъ ли они новопріобрѣтеніе циклостомъ, какъ таковыхъ, или унаслѣдованы отъ протокраніатъ?

Невозможнаго въ послѣднемъ предположеніи ничего нѣтъ, такъ какъ мы знаемъ, что у многихъ билатеральныхъ животныхъ, напримѣръ у червей, есть чисто эпидермоидальныя скелетныя образованія въ ротовой полости. Но противъ этого предположенія говоритъ тотъ фактъ, что ни у одного изъ низшихъ хордатъ мы не знаемъ такихъ скелетныхъ образованій въ ротовой полости. Присутствіе зубовъ одного и того же типа и у миногъ и у миксинъ (несмотря на различія въ ротовыхъ частяхъ), говоритъ въ пользу того, что роговые зубы были широко распространены у предковъ циклостомъ. Съ другой стороны, фактъ, что у низшихъ гнатостомъ (Elasmobranchii, Chondrostei, Crossopterygii) ни въ эмбріональномъ, ни во взрослomъ состояніи нѣтъ роговыхъ зубовъ или иныхъ эпидермическихъ частей скелета, подобныхъ зубамъ циклостомъ, не говоритъ въ пользу гипотезы о существованіи роговыхъ зубовъ у протокраніатъ. Въ виду всего этого, признавая желательность новыхъ изслѣдованій по этому вопросу, мы пока должны признать, что роговые зубы развились у циклостомъ послѣ отдѣленія ихъ отъ протокраніатъ и что послѣдніе не имѣли зубовъ. Это предположеніе вполнѣ согласуется съ выводами, полученными нами выше, относительно строенія ротового скелета этихъ формъ.

Поэтому я думаю, что у насъ нѣтъ основаній предполагать, что эпидермическія скелетныя образованія вообще существовали въ кожѣ протокраніатъ, и мы съ полной вѣроятностью можемъ сказать, что предки современныхъ позвоночныхъ были животными съ голой ко-

жей. При обсужденіи вопроса о зубахъ протокраніатъ, мы должны принять въ соображеніе, что у нихъ въ передней области головы энтодермическія жаберныя щели были развиты въ гораздо большей степени, чѣмъ у современныхъ циклостомъ и гнатостомъ; если у нихъ и былъ эктодермическій stomodaeum, на счетъ котораго развиваются зубы, то онъ былъ гораздо слабѣе развитъ, чѣмъ у современныхъ формъ; различіе въ скелетныхъ частяхъ, которыя служатъ для захватыванія пищи у различныхъ представителей циклостомъ и у гнатостомъ, и самая разница въ способѣ захватыванія пищи говорятъ противъ предположенія, что у предковъ тѣхъ и другихъ былъ уже развитъ наружный ротовой скелетъ въ формѣ зубовъ. Напротивъ, возможно, что толчкомъ къ развитію ротового скелета и къ превращенію передней части жабернаго скелета въ ротовой у циклостомъ и гнатостомъ былъ, именно, переходъ къ хищному образу жизни и развитіе новыхъ органовъ нападенія и защиты, а именно, кожныхъ зубовъ, роговыхъ у циклостомъ, плакоидныхъ у гнатостомъ. Это могло обусловить развитіе мускулатуры ротового аппарата, прогрессивное развитіе висцеральныхъ скелетныхъ дугъ, замыканіе жаберныхъ щелей и т. д. Но какъ разъ это предположеніе приводитъ насъ также къ выводу, что у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ не было зубовъ и что они для нихъ явились новообразованіемъ. Я привожу эти соображенія потому, что они могутъ имѣть нѣкоторое значеніе при дальнѣйшей разработкѣ вопроса о зубахъ (который мнѣ кажется и важнымъ и интереснымъ); оговариваюсь еще разъ, что я лично приведенныя предположенія считаю только возможностями, такъ какъ фактическаго матеріала для рѣшенія вопроса у насъ слишкомъ мало.

Гипофиза и ротъ.

Въ дополненіе къ сказанному надо еще добавить нѣсколько словъ о первичномъ положеніи рта у протокраніатъ и о гипофизѣ. Какъ извѣстно, въ свое время гипо-

физа сыграла большую роль при теоретическихъ построеніяхъ относительно происхожденія позвоночныхъ отъ болѣе примитивныхъ формъ, при чемъ ей было приписано значеніе первичнаго рта (palaeostoma). Разсматривая эти теоретическія построенія теперь, черезъ значительный промежутокъ времени и при свѣтѣ цѣлаго ряда новыхъ изслѣдованій относительно строенія, развитія и функцій гипофизы, мы можемъ сказать, что взгляды на значеніе этого органа въ филогенезѣ позвоночныхъ были въ значительной степени обусловлены двумя факторами: во-первыхъ, представленіемъ, что позвоночныя произошли отъ аннелидообразныхъ предковъ (гипотеза Семпера и Дорна), во-вторыхъ, мнѣніемъ, что гипофиза является рудиментарнымъ органомъ, функціональное значеніе котораго лежитъ цѣликомъ въ прошломъ.

Въ настоящее время, когда гипотеза происхожденія позвоночныхъ отъ аннелидъ, а вмѣстѣ съ ней и необходимость во чтобы то ни стало найти древній ротъ аннелидъ и глотку, проходившую сквозь нервную систему (по гипотезѣ это требовалось), въ значительной степени потеряли подъ собой почву, и когда стало яснымъ, что гипофиза представляетъ собой у всѣхъ позвоночныхъ весьма важный въ функціональномъ отношеніи органъ, а именно, железу съ внутренней секреціей,—этотъ взглядъ утратилъ свое теоретическое значеніе. Въ сводкѣ, сдѣланной въ 1914 г. въ „Учебникѣ сравнительной микроскопической анатоміи позвоночныхъ“ Оппеля В. Штенделлемъ, гипофиза позвоночныхъ генетически связывается съ железистыми образованіями передней части тѣла болѣе низко стоящихъ хордатъ (ланцетника и асцидій), и эволюція ея представляется слѣдующимъ образомъ: „развитіе гипофизы позвоночныхъ должно, такимъ образомъ, исходить изъ впячиванія ротовой полости, направленнаго къ мозговой воронкѣ. Таковое дѣйствительно встрѣчается у всѣхъ позвоночныхъ въ видѣ кармана Ратке. Предшествующая филогенетическая стадія должна была быть построенной такимъ же образомъ. Къ тому же онъ, вѣроятно, находился въ связи съ обонятельной ямкой. По всей вѣроятности, этотъ органъ, стѣнка пузырька ко-

тораго уже обладала выдѣлительной способностью, выводилъ продукты своего выдѣленія черезъ открытый каналъ въ переднюю часть кишечника". Только что изложенный взглядъ на филогенезъ гипофизы, построенный на основаніи всей суммы современныхъ свѣдѣній по этому вопросу, представляется весьма вѣроятнымъ; по нему гипофиза протокраніатъ была железой, прилегавшей къ мозговой воронкѣ и открывавшейся выводнымъ протокомъ въ ротовую полость. При дальнѣйшей ея эволюціи этотъ протокъ атрофировался и железа превратилась въ органъ внутренней секреціи.

Эти выводы, какъ мнѣ кажется, стоятъ въ полномъ согласіи съ общимъ состояніемъ нашихъ свѣдѣній о филогенезѣ головы позвоночныхъ въ настоящее время. По отношенію къ циклостомамъ, которыя представляютъ для насъ особенный интересъ, можно сдѣлать слѣдующія два замѣчанія. Во-первыхъ, едва ли существовала та связь, которую Штенделль устанавливаетъ между гипофизой и обонятельной ямкой. Эта связь существуетъ только у циклостомъ и является, какъ видно изъ исторіи развитія, вторичной: первоначальное отверстіе гипофизы и обонятельной ямки отстоятъ довольно далеко другъ отъ друга и сближаются только при дальнѣйшемъ развитіи, какъ мы это уже изложили. На основаніи данныхъ исторіи развитія какъ гнатостомъ, такъ и циклостомъ, является, наоборотъ, вѣроятнымъ, что первично у протокраніатъ обонятельныя ямки и гипофизарная железа были вполнѣ самостоятельными и независимыми органами: первыя находились на переднемъ концѣ тѣла, вторая — въ ротовой полости или въ непосредственной близости отъ нея. Первичная парность обонятельныхъ ямокъ, которая, какъ мы видѣли, является чрезвычайно вѣроятной, говоритъ противъ предположенія о связи между гипофизой и органомъ обонянія. Вторая особенность, на которую мнѣ хотѣлось бы обратить вниманіе читателя, состоитъ въ томъ, что ductus nasopharyngeus, который у циклостомъ сохраняется въ теченіи всей жизни, есть очевидный гомологъ стебелька гипофизы, соединяющаго ее съ эпителіемъ ротовой полости и атрофирующагося у гнатостомъ. У циклостомъ этотъ

протокъ не функціонируетъ болѣе въ качествѣ выводного протока гипофизарной железы, но сохраняется въ теченіе всей жизни, что несомнѣнно представляется признакомъ весьма примитивнаго строенія, сближающаго циклостомъ съ протокраніатами.

Мы въ спеціальной части этой работы останавливались на первичномъ положеніи рта протокраніатъ и здѣсь можемъ только повторить выводы, къ которымъ пришли: ротъ у протокраніатъ лежалъ на переднемъ концѣ тѣла и ротовая полость была невелика, во всякомъ случаѣ, меньше, чѣмъ у современныхъ позвоночныхъ; между собственно ротовой полостью и жаберной щелью, иннервируемой языкоглоточнымъ нервомъ (IX), лежали, по меньшей мѣрѣ, четыре функціонирующія жаберныя щели, т. е., другими словами, вся эта часть pharynx'a была выстлана энтодермой.

При эволюціи гнатостомъ переднія жаберныя щели атрофировались, скелетъ ихъ частью атрофировался, частью измѣнилъ свою функцію и превратился въ челюстной скелетъ; въ результатѣ ротовое отверстіе сдвинулось назадъ и вмѣстѣ съ тѣмъ сдвинулась назадъ и эктодермальная выстилка ротовой полости. У циклостомъ произошелъ обратный процессъ и, при превращеніи переднихъ висцеральныхъ дугъ въ части ротового скелета и при разростаніи, такъ называемой, верхней губы (собственно постгипофизарнаго отдѣла нёба), ротовое отверстіе сдвинулось впередъ. Такимъ образомъ, эта часть тѣла протокраніатъ у ихъ потомковъ (циклостомъ и гнатостомъ) развивалась по дивергентнымъ направленіямъ.

Органы кровообращенія и дыханія.

Я только очень коротко коснусь органовъ кровообращенія и дыханія предковъ современныхъ позвоночныхъ и остановлюсь лишь на нѣкоторыхъ пунктахъ, представляющихъ особенный интересъ. Сравнивая сердце миногъ

съ сердцемъ рыбъ, мы находимъ, что во всѣхъ существенныхъ чертахъ здѣсь существуетъ основное сходство, такъ что мы можемъ предположить, что сердце протокраніатъ было построено по тому же типу, т. е. представляло собой венозное сердце, раздѣленное на венозный синусъ, предсердіе и желудочекъ, изъ котораго выходила брюшная аорта. Весьма интересно строеніе дугъ аорты у пескоройки, которое, какъ мнѣ кажется, вполнѣ ясно указываетъ на существованіе у предковъ циклостомъ преджаберныхъ висцеральныхъ дугъ. Arteria efferens 1 пескоройки (по рисунку Кори, 1906) явно соотвѣтствуетъ 1-ой преджаберной дугѣ нашей номенклатуры, а такъ называемая, a. spiraculi, идущая въ velum, также очевидно представляетъ собой челюстную артерію, или, другими словами, артерію 2-го преджабернаго сегмента предковъ циклостомъ. Впереди отъ этой артеріи мы видимъ a. buccalis, которая и по своему положенію и отношенію къ carotis facialis очень напоминаетъ art. efferens и которую, какъ мнѣ кажется, можно считать за остатокъ жабернаго сосуда 3-го преджабернаго висцеральнаго сегмента. Если мы примемъ въ соображеніе, что существовавшія въ этой области жаберныя щели исчезли, что жаберныя дуги и ихъ мускулы перемѣнили свою функцію и весьма сильно измѣнились въ своемъ строеніи, и что, слѣдовательно, измѣнилась и функція сосудовъ, то сходство въ положеніи между только что упомянутыми сосудами и лежащими позади ихъ настоящими жаберными сосудами является весьма замѣчательнымъ. Если сопоставить картину расположенія этихъ сосудовъ съ результатами нашего изслѣдованія относительно скелета и мускуловъ передней части головы миногъ, то мы увидимъ полное соотвѣтствіе, подкрѣпляющее наши выводы относительно первичнаго строенія бранхіомеровъ передней части головы. Не вдаваясь въ подробности отмѣтимъ, что расположеніе венъ передней части (Кори, 1906) стоитъ въ полномъ согласіи съ только что приведенными выводами; точно такъ же, какъ и относительно артерій, мы можемъ предположить, что и вены этой области представляютъ видоизмѣненіе висцеральныхъ венъ, гомодинамныхъ лежащимъ позади ихъ жабернымъ

венамъ пескоройки. По существующимъ изслѣдованіямъ трудно сказать, есть ли слѣды жаберныхъ сосудовъ висцеральныхъ сегментовъ, лежавшихъ впереди отъ 3-го преджабернаго метамера; переизслѣдованіе сосудовъ этой области какъ у миногъ, такъ и у зародышей гнатостомъ, именно съ этой точки зрѣнія было бы весьма желательно.

Весьма интереснымъ и недостаточно выясненнымъ, является вопросъ о строеніи жабернаго аппарата общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ и о первичныхъ отношеніяхъ между кровеносной системой и жабернымъ аппаратомъ. Какъ извѣстно, прежніе авторы держались мнѣнія (Ратке), что жабры всѣхъ низшихъ позвоночныхъ, т. е. и циклостомъ и рыбъ, представляютъ собой энтодермическія образованія и вполнѣ гомологичны между собой. Гетте (1901), на основаніи изслѣдованія развитія жабръ циклостомъ (минога) и рыбъ, выступилъ противъ этого взгляда. По его мнѣнію, изъ всѣхъ позвоночныхъ только у циклостомъ развиваются энтодермальныя жабры, т. е. жаберные мѣшки, представляющіе выросты боковыхъ стѣнокъ кишечнаго канала; эпителіальная выстилка этихъ жаберныхъ мѣшковъ образуетъ жаберные лепестки, въ которыхъ происходитъ окисленіе крови. Всѣ эти образованія у циклостомъ энтодермическаго происхожденія и циклостомъ поэтому можно назвать Enterobranchia. У гнатостомъ также образуются энтодермическіе жаберные мѣшки, но жаберные лепестки развиваются не медіально, а латерально отъ жаберныхъ дугъ изъ эктодермы, и поэтому рыбъ Гетте обозначаетъ какъ Dermatobranchia. Что касается до кровеносныхъ сосудовъ жаберныхъ дугъ, то и у циклостомъ и у рыбъ они расположены по одному и тому же основному плану, а именно: a. afferens проходитъ въ дугѣ латерально, a. efferens—медіально; и у селахій и у циклостомъ развитіе этихъ сосудовъ протекаетъ одинаково, у Teleostomi же, хотя расположеніе сосудовъ то же, что у селахій, но въ способѣ развитія существуютъ весьма существенныя отличія. У селахій и телеостомъ (Гетте), существуютъ указанія на то, что первично и у нихъ существовали энтодермическія жабры: спиракулярная жабра эласмобранхій и, такъ называемая, псевдобранхія телеостомъ развиваются

на счетъ энтодермы. По мнѣнію Гетте, эволюція жабернаго аппарата позвоночныхъ произошла слѣдующимъ образомъ: предки всѣхъ современныхъ позвоночныхъ были Enterobranchia, т. е. имѣли жаберные мѣшки съ энтодермическими жаберными лепестками. Циклостомы сохранили эту особенность первичнаго строенія въ неизмѣненномъ видѣ, а у рыбъ жаберные мѣшки въ большей или меньшей степени атрофировались и въ качествѣ органовъ дыханія развились эктодермическіе жаберные лепестки (Dermatobranchia).

Т. Моровъ (1902, 1904) вполнѣ подтверждаетъ результаты Гетте относительно эктодермическаго происхожденія жаберныхъ лепестковъ гнатостомъ, но несогласенъ съ нимъ относительно происхожденія спиракулярной жабры эласмобранхій и ложножабръ телеостомъ: по его мнѣнію, послѣднія точно такъ же, какъ и остальныя жабры, развиваются изъ эктодермы. На этомъ основаніи онъ высказываетъ сомнѣнія въ правильности гипотезы Гетте относительно филогенетической эволюціи жабръ позвоночныхъ. Предположеніе Гетте, что исходнымъ состояніемъ при эволюціи жабернаго аппарата позвоночныхъ являлось строеніе столь спеціализованнаго жабернаго аппарата, какъ у циклостомъ, является, по его мнѣнію, „неестественнымъ“ и лишеннымъ основаній. У предковъ рыбъ дыхательный аппаратъ, по его мнѣнію, былъ построенъ гораздо проще, чѣмъ у современныхъ формъ; повидимому, Моровъ считаетъ это исходное состояніе жабернаго аппарата близкимъ къ тому, которое мы находимъ у ланцетника. Изъ такого простого состоянія, благодаря сравнительно незначительнымъ измѣненіямъ, въ одну сторону развились наружныя жабры рыбъ, въ другую—внутреннія жабры циклостомъ. Оппель въ своемъ учебникѣ сравнительной микроскопической анатоміи, повидимому, склоняется къ взглядамъ Гетте и Морова. Но если Моровъ правъ [1]) и если всѣ жабры гна-

[1]) На основаніи личнаго изслѣдованія развитія жабернаго аппарата гнатостомъ, въ настоящее время еще не вполнѣ законченнаго, я думаю, что онъ дѣйствительно правъ.

тостомъ развиваются какъ эктодермическія образованія, то это положеніе имѣетъ весьма большое теоретическое значеніе.

Тѣ результаты, къ которымъ мы пришли относительно первичнаго строенія висцеральнаго скелета протокраніатъ, заставляютъ меня думать, что и жаберный аппаратъ у нихъ былъ построенъ гораздо болѣе примитивно, чѣмъ у современныхъ циклостомъ и гнатостомъ, и съ этой точки зрѣнія мнѣніе Морова мнѣ кажется болѣе пріемлемымъ, чѣмъ гипотеза Гетте. Мнѣ думается, что помимо только что изложенныхъ выводовъ авторовъ, спеціально занимавшихся развитіемъ жаберныхъ лепестковъ и сосудовъ, можно привести слѣдующія соображенія, дающія намъ нѣкоторый матеріалъ для представленія о строеніи органовъ кровообращенія и дыханія общихъ предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ. Мы видимъ, что и у циклостомъ и у гнатостомъ развились прогрессивно жаберные лепестки, т. е. складки кожи на поверхности стѣнокъ жаберныхъ щелей, другими словами, что у нихъ весьма сильно увеличилась дыхательная поверхность. При гипотезѣ Гетте мы должны предположить, что уже спеціализованный дыхательный аппаратъ, въ которомъ дыхательная поверхность (энтодермическіе жаберные мѣшки типа циклостомъ) была велика и способна къ еще большему увеличенію [1]), сталъ редуцироваться, а взамѣнъ того на тѣхъ же жаберныхъ дугахъ началось прогрессивное развитіе эктодермическихъ выростовъ (жаберные лепестки типа гнатостомъ). При такой гипотезѣ невольно является вопросъ, почему у предковъ гнатостомъ, если у нихъ были уже развиты жаберные мѣшки, развитіе не пошло такъ же, какъ у циклостомъ, и не образовался сложный дыхательный аппаратъ энтодермическаго происхожденія? Отвѣта на этотъ вопросъ мы у Гетте не находимъ. Въ этомъ отношеніи я, на основаніи изслѣдованія скелета и его отношеній къ кровеносной системѣ, склоняюсь къ взгляду, близкому къ мнѣнію Морова, и слѣдующимъ образомъ представляю себѣ эво-

[1]) На это указываетъ ясно строеніе современныхъ циклостомъ.

люцію дыхательнаго аппарата. Мы знаемъ, что отношенія сердца и жаберныхъ сосудовъ къ висцеральному скелету у гнатостомъ и у циклостомъ совершенно различное: у циклостомъ сердце и брюшная аорта лежатъ медіально отъ жаберной коробки, а сосуды, выходящіе изъ брюшной аорты, проходятъ медіально (кнутри) отъ вентральныхъ перемычекъ между жаберными дугими; точно также жаберные сосуды, впадающіе въ спинную аорту, проходятъ медіально (кнутри) отъ дорсальныхъ субхордальныхъ перемычекъ между жаберными дугами; другими словами, мы можемъ сказать, что у циклостомъ вся жаберная кровеносная система, сердце и сосуды, лежатъ кнутри отъ жабернаго скелета. У гнатостомъ мы наблюдаемъ какъ разъ обратное отношеніе между этими двумя системами органовъ: сердце и брюшная аорта лежатъ вентрально, т. е. кнаружи отъ жаберной коробки, жаберные сосуды проходятъ латерально отъ жаберныхъ дугъ и отъ дорсальныхъ связей между ними (Воскобойниковъ, 1914). Я уже указалъ, что едва ли возможно признать которое либо изъ обоихъ этихъ состояній за первичное: и то и другое предположеніе приводятъ къ непріемлемымъ слѣдствіямъ, и поэтому приходится предположить, что оба эти состоянія произошли филогенетически изъ нѣкотораго болѣе примитивнаго третьяго, которое характеризовалось тѣмъ, что жаберныя дуги не были связаны другъ съ другомъ и не образовывали жаберной рѣшетки.

Но принимая это предположеніе, мы должны признать, что жаберныя дуги были тонкими и легкими хрящевыми палочками и что промежутки между щелями тоже не были массивными (рис. 18); другими словами, на тонкихъ жаберныхъ дугахъ, не образовавшихъ рѣшетки, едва ли могъ быть развитъ сложный дыхательный аппаратъ съ большимъ количествомъ жаберныхъ лепестковъ той или другой формы, съ сложной сѣтью капилляровъ, съ развитой мускулатурой и т. д. Гораздо естественнѣе предположить, что если поверхность дугъ и была увеличена образованіемъ складокъ эпидермиса, то въ весьма незначительной степени. Но можно возразить, что у животныхъ съ такимъ строеніемъ жабер-

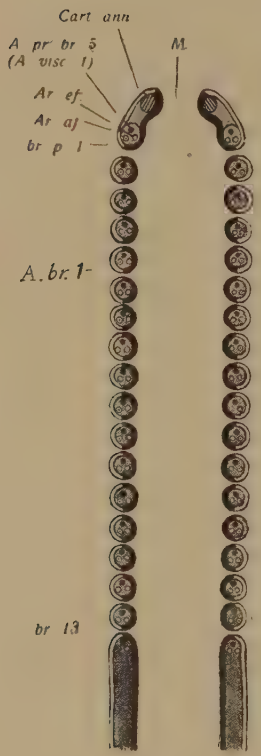


Рис. 18.

Рисунки 18, 19 и 20 представляютъ три схематическихъ фронтальныхъ разрѣза черезъ жаберный аппаратъ протокраніатъ, циклостомъ и гнатостомъ, иллюстрирующіе строеніе жабернаго аппарата у протокраніатъ и дивергентныя направленія его эволюціи у циклостомъ и гнатостомъ. На всѣхъ трехъ рисункахъ эктодермическій эпителій обозначенъ чернымъ цвѣтомъ, эктодермическій эпителій оставленъ свѣтлымъ. У протокраніатъ (рис. 18) было развито довольно большое число (17—18) совершенно однородно построенныхъ жаберныхъ щелей (br. 1—br. 18, Pr. br. 1—Pr. br. 4), открывавшихся съ одной стороны въ кишечный каналъ, съ другой стороны наружу. Рядъ этихъ весьма просто построенныхъ жаберныхъ щелей начинался непосредственно позади ротового отверстія (М.) и продолжался довольно далеко въ туловищную область (br 13). Сравнительно тонкія жаберныя дуги, отдѣлившія жаберныя щели другъ отъ друга, были снаружи выстланы эктодермическимъ, а со стороны кишечника энтодермическимъ эпителіемъ: дифференцированныхъ жаберныхъ лепестковъ, вѣроятно, не было. Внутри каждой жаберной дуги лежала хрящевая висцеральная дужка (A. pr. br., A. br., на разрѣзѣ представленная въ видѣ чернаго кружка), поверхностная art. afferens (Ar. af.) и болѣе глубокая art. efferens (Ar. ef.); висцеральные мускулы и нервы на схемахъ рис. 18—20 не изображены. Пять переднихъ жаберныхъ дугъ (A. pr. br. 1—5) и жаберныя щели между ними принадлежали собственно головѣ, но по строенію онѣ б ли вп лнѣ подобны заднимъ жабернымъ дугамъ и щелямъ. Ротъ протокраніатъ (М.) былъ расположенъ на переднемъ концѣ тѣла и ограниченъ хрящевымъ околоротовымъ кольцомъ (Cart. ann.). Вся жаберная полость была внутри выстлана эктодермой, такъ что эктодермической выстилки pharynx'a почти не было.

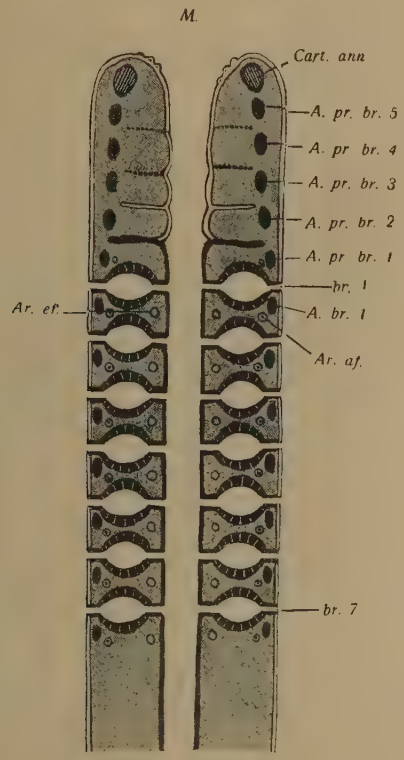


Рис. 19.

Схема, изображающая жаберный аппаратъ циклостомъ (въ основу положенъ жаберный аппаратъ миноги). При превращеніи висцеральнаго аппарата протокраніатъ въ жаберный аппаратъ циклостомъ первичный ротовой скелетъ протокраніатъ—околоротовое кольцо,—развился прогрессивно (Cart. ann.); четыре переднихъ жаберныхъ щели закрылись (положеніе ихъ между висцеральными дугами A. pr. br. 1, A. pr. br. 2, A. pr. br. 3, A. pr. br. 4 и A. pr. br 5 обозначено на схемѣ), а передніе дуги висцеральнаго скелета сохранились и отчасти увеличились въ объемѣ, но измѣнили свою функцію и превратились въ части ротового скелета (A. pr. br. 1—A. pr. br. 5). Вслѣдствіе этого ротовое отверстіе (M.) сдвинулось впередъ и pharynx получилъ эктодермическую выстилку. Заднія жаберныя щели протокраніатъ у миногъ закрылись, и скелетъ ихъ атрофировался, такъ что сохранилось только семь функціонирующихъ жаберныхъ щелей (br. 1—br. 7), между которыми лежатъ сохранившіяся свое поверхностное положеніе жаберныя дужки (A. br. 1 и т. д.). Жаберныя щели ведутъ въ глубокіе жаберные мѣшки, открывающіеся въ свою очередь въ кишечный каналъ; мѣшки эти внутри выстланы эктодермическимъ эпителіемъ и на стѣнкахъ ихъ развились жаберные лепестки—entobranchiae (на схемахъ рис. 19 и 20 мѣста, гдѣ развились жаберныя лепестки, заштрихованы). Положеніе art afferens то же, что у протокраніатъ (Ar. af.), art. efferens сдвинута вглубь (Ar. ef.).

наго аппарата дыхательная поверхность не могла быть достаточной, и что вслѣдствіе этого не слѣдуетъ предпо-

лагать такого строенія. Я думаю, что это возраженіе неправильно по слѣдующимъ соображеніямъ. Мы пришли къ выводу, что у предковъ современныхъ позвоночныхъ жаберныхъ щелей было гораздо больше, чѣмъ у самыхъ низко стоящихъ изъ современныхъ формъ. Во-первыхъ, у нихъ функціонировала въ качествѣ жаберной щели 1-ая преджаберная (спиракулярная) щель, и кромѣ того были развиты и функціонировали, по крайней мѣрѣ, еще три преджаберныхъ щели, т. е. въ передней части головы было на четыре жаберныхъ щели больше, чѣмъ у современныхъ формъ, и, по всей вѣроятности, существовало большее, чѣмъ у современныхъ формъ, число щелей въ заслуховой области. Мы до сихъ поръ не обсуждали вопроса о существованіи жаберныхъ щелей позади седьмой жаберной щели нотиданидъ и миногъ, а между тѣмъ есть указанія на то, что у предковъ позвоночныхъ существовали жаберныя щели именно позади этой области. По изслѣдованіямъ Брауса (1906) существуютъ рудименты жабернаго скелета позади седьмой жаберной дуги у зародышей *Heptanchus*, а среди циклостомъ представители бделлостомъ являются животными съ большимъ числомъ жаберныхъ щелей, и это большее число щелей падаетъ, именно, на заднюю область жабернаго аппарата: при этомъ нельзя сказать, что мы имѣемъ здѣсь вторичное увеличеніе жаберныхъ сегментовъ, такъ какъ упомянутое присутствіе рудиментовъ жабернаго скелета у нотиданидъ и отношеніе заднихъ жаберныхъ щелей къ сердцу и выходящимъ изъ него сосудамъ у *Bdellostoma stouti* рѣшительно говорятъ противъ этого предположенія; мы можемъ думать, что у предковъ современныхъ позвоночныхъ (протокраніатъ) число жаберныхъ сегментовъ области n. vagi было больше, чѣмъ у современныхъ формъ. Тотъ фактъ, что передняя часть кишечнаго канала (позади жабернаго аппарата) иннервируется посредствомъ r. intestinalis n. vagi, можетъ считаться свидѣтельствомъ въ пользу того, что и у гнатостомъ и у тѣхъ циклостомъ, которыя имѣютъ сравнительно небольшое число жаберныхъ щелей, эта область была занята жаберными щелями; въ обратномъ случаѣ мы должны были бы ожидать здѣсь иннервацію только

симпатическими компонентами спинномозговыхъ нервовъ, какъ въ задней части кишечника. Мы не можемъ сказать, сколько у протокраніатъ было сегментовъ жабернаго аппарата позади седьмой жаберной щели, но большое число ихъ у *Bdellostoma stouti* можетъ служить указаніемъ того, что у предковъ современныхъ позвоночныхъ въ этой области было, по крайней мѣрѣ, на 5—6 жаберныхъ щелей больше, чѣмъ у современныхъ формъ.

Такимъ образомъ, мы приходимъ къ выводу, что у протокраніатъ жаберный аппаратъ состоялъ изъ сравнительно большого числа (около 17) жаберныхъ дужекъ, раздѣленныхъ жаберными (ср. рис. 14, 15 и 18) щелями; дужки эти были построены весьма просто. Поверхность жаберныхъ дугъ, на которой происходило окисленіе крови, едва ли была увеличена вторичными разростаніями эпидермиса (жаберными лепестками того или иного вида) [1]).

[1]) Я не рѣшаюсь высказаться вполнѣ опредѣленно по вопросу о томъ, были ли у протокраніатъ жаберные лепестки или нѣтъ; во всякомъ случаѣ, если они и существовали, то это должны были быть весьма индифферентныя образованія, развитыя на границѣ эктодермы и энтодермы, изъ которыхъ могли развиться и энтодермическія жабры типа циклостомъ и эктодермическіе жаберные лепестки гнатостомъ. Въ пользу существованія жаберныхъ лепестковъ какъ будто говоритъ существованіе у протокраніатъ мѣшковиднаго сердца, т. е. органа, съ силой проталкивающаго кровь черезъ дыхательный аппаратъ; фактъ этотъ заставляетъ предполагать, что у нихъ сопротивленіе движенію крови въ жабрахъ было уже велико, т. е., что у нихъ была большая дыхательная поверхность и сильное развитіе капилляровъ въ жабернomъ аппаратѣ.

Съ другой стороны, характеръ самыхъ жаберныхъ лепестковъ и жаберныхъ щелей и мѣшковъ у циклостомъ и гнатостомъ и трудность произвести одинъ изъ этихъ типовъ органовъ дыханія изъ другого заставляютъ думать, что развитыхъ жаберныхъ лепестковъ у протокраніатъ не было, т. е., что наружныя и внутреннія жабры циклостомъ и гнатостомъ развились независимо другъ отъ друга у предковъ тѣхъ и другихъ уже послѣ ихъ раздѣленія. Можно думать, что при некрупной величинѣ протокраніатъ (а о незначительныхъ размѣрахъ ихъ мы, помимо другихъ признаковъ, можемъ заключить изъ строенія ихъ скелета) достаточная величина дыхательной поверхности, т. е. достаточная интенсивность окисленія венозной крови, достигалась, при отсутствіи жаберныхъ лепестковъ, благодаря сравнительно большому числу жаберныхъ щелей.

Исходя изъ этого многожабернаго состоянія протокраніатъ, эволюція дыхательнаго аппарата предковъ циклостомъ и гнатостомъ пошла въ двухъ различныхъ направленіяхъ: у предковъ циклостомъ (рис. 19) начали развиваться жаберные лепестки на энтодермической поверхности жаберныхъ щелей и, благодаря этому, самыя щели начали превращаться въ сравнительно глубокіе жаберные мѣшки. Отъ чего зависѣло это увеличеніе дыхательной поверхности т. е. въ корреляціи съ какими измѣненіями остальной организаціи оно произошло, сказать трудно. Возможно, что оно было въ значительной степени обусловлено увеличеніемъ роста протокраніатъ, при чемъ вслѣдствіе осложненія организаціи (въ частности вслѣдствіе прогрессивнаго развитія органовъ, расположенныхъ въ полости тѣла) не могло увеличиваться число жаберныхъ щелей, какъ это произошло у ланцетника; конечно, и общее прогрессивное осложненіе организаціи при этомъ имѣло значеніе. Съ развитіемъ жаберныхъ мѣшковъ, выстланныхъ энтодермическими жаберными лепестками, у предковъ циклостомъ произошло преобразованіе свободно лежавшихъ жаберныхъ дугъ въ жаберную рѣшетку, путемъ развитія четырехъ рядовъ знакомыхъ намъ продольныхъ перемычекъ, что, какъ мы уже отмѣчали ранѣе, произошло до развитія ротового скелета циклостомъ.

Процессъ эволюціи органовъ воднаго дыханія гнатостомъ (рис. 20), обусловленный, по всей вѣроятности, тѣми же причинами, какъ у циклостомъ, пошелъ по иному пути; у нихъ развились не энтодермическіе, а эктодермическіе жаберные лепестки, и это, опредѣлило весь дальнѣйшій характеръ развитія ихъ дыхательнаго аппарата и имѣло большее вліяніе на общій ходъ ихъ прогрессивной эволюціи, чѣмъ это обыкновенно думаютъ. Съ развитіемъ этого (эктобранхіальнаго) типа жабръ и у нихъ произошло измѣненіе въ жаберномъ скелетѣ, но другого характера, чѣмъ у циклостомъ: вмѣсто образованія сложной жаберной рѣшетки, поддерживавшей и защищавшей глубоко заложенные жаберные мѣшки, у нихъ жаберныя дужки расчленились на свободно подвижные другъ относительно друга отрѣзки (pharyngo-, epi-, cerato- и hypo-

branchialia), и вслѣдствіе этого оказались весьма пластичнымъ скелетомъ, способнымъ къ самымъ разнообразнымъ преобразованіямъ.

При дальнѣйшей эволюціи и циклостомъ и гнатостомъ (уже послѣ ихъ раздѣленія) у нихъ началъ разви-

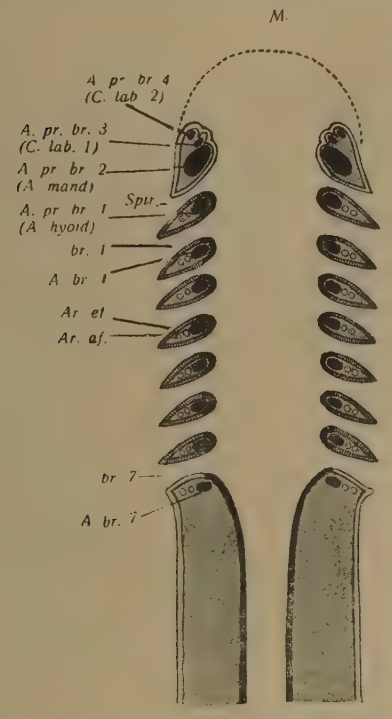


Рис. 20.

Схема, изображающая строеніе жаберная аппарата гнатостомъ (въ основу положено строеніе, наблюдаемое у нотидапидъ). У гнатостомъ околоротовое кольцо протокраніатъ и 5-я предъжаберная висцеральная дуги атрофировались совсѣмъ, а 4-я и 3-я преджаберныя дуги въ значительной степени редуцировались и превратились въ первую и вторую пару губныхъ хрящей (A. pr. br. 4. = C. lab. 2, A. pr. br. 3 = C. lab. 1) и вслѣдствіе этого ротовое отверстіе (M.) сдвинулось назадъ. Жаберныя щели между 2-й (A. pr. br. 2) и 3-ей (A. pr. br. 3), 3-ей и 4-ой (A. pr. br. 4) преджаберными дугами закрылись (на схемѣ положеніе ихъ обозначено пунктиромъ); такъ же, какъ у циклостомъ, развилась эктодермическая выстилка pharynx. Слѣдующія двѣ висцеральныя дуги измѣнили функцію и развились прогрессивно: 2-я преджаберная дуга превратилась въ челюстную (A. pr. br. 2 = A. mand.), 1-я преджаберная въ подъязычную (A. pr. br. 1 = A. hyoid); щель между ними въ значительной степени редуцировалась (Spir.). На жаберныхъ дугахъ кнаружи отъ скелетныхъ висцеральныхъ дугъ развились эктодермическіе жаберные лепестки (ectobranchiae); arteriae afferentes (Ar. af.) и art. efferentes (Ar. ef.) лежатъ кнаружи отъ висцеральныхъ дугъ (A. br.) Функціонирующихъ жаберныхъ щелей не болѣе семи (br. 1—br. 7), ибо такъ же, какъ у миногъ, задніе жаберныя щели типа протокраніатъ атрофировались.

ваться, на счетъ передней (предслуховой) части висцеральнаго скелета, ротовой скелетъ. Мы уже говорили, что у предковъ циклостомъ сохранился (цѣликомъ или отчасти) первичный ротовой скелетъ протокраніатъ (ротовое кольцо) и ротъ удержалъ свое первичное положеніе, но цѣлый рядъ сегментовъ висцеральнаго скелета превратился въ части ротового скелета. При этомъ измѣненіи функціи, жаберныя щели данной области закрылись, жаберные лепестки исчезли и энтодермическая выстилка передняго отдѣла кишечнаго канала замѣнилась эктодермическимъ эпителіемъ pharynx'a. По всей вѣроятности, эта редукція переднихъ жаберныхъ щелей, переставшихъ функціонировать въ качествѣ органовъ дыханія, имѣла значеніе для прогрессивнаго развитія остальной части жабернаго аппарата, которому пришлось функціонально компенсировать переставшіе функціонировать передніе жаберные мѣшки.

Совершенно аналогичныя (по отношенію къ дыхательному аппарату) измѣненія произошли въ передней (предслуховой) части висцеральнаго аппарата у предковъ гнатостомъ. И у нихъ переднія висцеральныя дуги частью атрофировались, частью превратились въ части ротового (челюстного и подъязычнаго) скелета, при чемъ жаберныя щели частью закрылись, частью (спиракулярная щель) измѣнили свою функцію. Точно также энтодермическій эпителій передней части кишечнаго канала былъ замѣненъ эктодермическимъ. Результатъ для гнатостомъ былъ тотъ же, что и для циклостомъ, и состоялъ въ болѣе интенсивной прогрессивной эволюціи оставшихся функціонирующими элементовъ жабернаго аппарата.

На заднемъ концѣ жабернаго аппарата и у гнатостомъ и у большей части циклостомъ произошли совершенно аналогичныя измѣненія: закрылся цѣлый рядъ жаберныхъ щелей, что сопровождалось въ еще большей степени, чѣмъ въ переднемъ концѣ жабернаго аппарата, редукціей жаберныхъ дугъ, мускуловъ, сосудовъ и т. д.

Резюмируя все сказанное, мы получаемъ слѣдующую картину эволюціи жабернаго аппарата. Въ прогрессивномъ развитіи жабернаго аппарата протокраніатъ, которое привело къ дифференцировкѣ сильно отличающихся другъ отъ

друга жабръ циклостомъ и гнатостомъ, мы можемъ намѣтить двѣ фазы: первую, когда у предковъ обѣихъ названныхъ группъ опредѣлялось два различныхъ направленія эволюціи органовъ воднаго дыханія (Entobranchiata и Ectobranchiata) и въ связи съ этимъ произошли весьма важныя для послѣдующей эволюціи черепныхъ позвоночныхъ измѣненія въ висцеральномъ скелетѣ и мускулатурѣ; вторая фаза была связана съ прогрессивнымъ развитіемъ ротового скелета циклостомъ и гнатостомъ, при чемъ и у тѣхъ и у другихъ редуцировалось нѣкоторое число переднихъ жаберныхъ щелей (редукція остановилась на сегментѣ n. glossopharyngei), вслѣдствіе чего коррелятивно развились прогрессивно оставшіяся и сохранившія свою функцію жаберныя щели, чѣмъ опредѣлился современный характеръ жабръ циклостомъ и рыбъ. Аналогичный процессъ редукціи крайнихъ жаберныхъ щелей произошелъ и на заднемъ концѣ ряда жаберныхъ сегментовъ.

Пищеварительные и мочеполовые органы.

Я только въ нѣсколькихъ словахъ коснусь вопросовъ о строеніи пищеварительныхъ органахъ и выдѣлительной системы предковъ современныхъ позвоночныхъ, такъ какъ самъ я этими системами органовъ не занимался и строеніе ихъ представляется далеко не достаточно выясненнымъ предшествующими изслѣдованіями.

Такъ какъ у насъ нѣтъ основаній предполагать, что кишечный каналъ циклостомъ претерпѣлъ сколько-нибудь значительныя регрессивныя измѣненія, то сравненіе его съ тѣмъ, что мы находимъ у простѣйшихъ гнатостомъ, позволяетъ намъ судить (по крайней мѣрѣ приблизительно) о строеніи органовъ пищеваренія у протокраніатъ. Мы можемъ предположить, что эти послѣднія имѣли почти прямой кишечникъ, слабо раздѣленный на отдѣлы и лишенный дифференцированныхъ гастральныхъ железъ; весьма вѣроятно, что у нихъ былъ зачаточный спиральный клапанъ (отсутствіе его у миксинъ можно, по всей вѣроятности, объяснить редукціей). Печень была развита въ видѣ труб-

чатой железы и, вѣроятно, была снабжена желчнымъ пузыремъ. По всей вѣроятности, была развита и поджелудочная железа. Мы имѣемъ, стало быть, всѣ основанія думать, что въ общихъ чертахъ органы пищеваренія были построены по тому же типу, какъ у современныхъ позвоночныхъ, хотя въ общемъ строеніе ихъ было болѣе примитивно. Была ли gl. thyroidea у предковъ современныхъ позвоночныхъ еще железой съ открытымъ протокомъ, на что, повидимому, указываетъ строеніе ея у пескоройки, или у нихъ уже произошла отшнуровка ея, — сказать трудно, такъ что я оставляю этотъ вопросъ открытымъ.

Очень труднымъ и запутаннымъ въ настоящее время является вопросъ о мочеполовой системѣ предковъ современныхъ позвоночныхъ. Строеніе ея у циклостомъ заставляетъ насъ думать, что у нихъ еще не было тѣсной связи между выдѣлительными органами и половыми. Парныя половыя железы, по всей вѣроятности, какъ у циклостомъ, лежали въ полости тѣла, куда половые продукты попадали вслѣдствіе прорыва ихъ стѣнокъ и откуда они выводились черезъ pori abdominales [1]).

Не легко опредѣлить насколько была дифференцирована собственно выдѣлительная система протокраніатъ. Какъ извѣстно, у миногъ она ясно раздѣляется на передній, пронефрическій, и задній, мезонефрическій, отдѣлы, и такъ какъ это раздѣленіе существуетъ и у гнатостомъ, то мы могли бы думать, что оно произошло уже у общихъ предковъ тѣхъ и другихъ. Съ другой стороны, по изслѣдованіямъ Прайса (Price) и Б. Дина (B. Dean), очень трудно рѣшить, представляетъ ли задній отдѣлъ почки миксинъ пронефросъ или мезонефросъ, и Феликсъ въ своемъ обзорѣ (1906) не рѣшается высказать опредѣленнаго мнѣнія по этому поводу. Если бы оказалось, что у миксинъ мы имѣемъ лишь первичную почку (пронефросъ) на всемъ протяженіи тѣла, то существованіе мезонефроса у миногъ намъ пришлось бы объяснять, какъ явленіе парал-

[1]) Вопросъ о томъ, были ли предки современныхъ позвоночныхъ животными раздѣльнополыми или гермафродитными, я оставляю въ сторонѣ.

лельнаго развитія. Какъ мы видимъ, едва-ли возможно, при настоящемъ состояніи нашихъ свѣдѣній, высказать вполнѣ опредѣленное мнѣніе относительно строенія выдѣлительныхъ органовъ общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ. Это, конечно, не значитъ, что мы не можемъ опредѣлить этого строенія, по крайней мѣрѣ, въ общихъ чертахъ. Мы можемъ сказать, что у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ въ качествѣ органовъ выдѣленія функціонировали посегментно расположенные парные нефридіальные канальцы, которые, съ одной стороны, открывались въ полость тѣла мерцательными воронками, съ другой, впадали въ общій продольный каналъ, архинефрическій каналъ, который служилъ имъ выводнымъ протокомъ. Въ этихъ почкахъ существовали мальпигіевы клубочки, получавшіе кровь изъ спинной аорты.

Мы на этомъ закончимъ нашу попытку возстановить, на основаніи данныхъ сравнительной анатоміи и эмбріологіи, организацію непосредственныхъ общихъ предковъ современныхъ позвоночныхъ животныхъ. Въ этой части нашей работы мы разсмотрѣли цѣлый рядъ системъ органовъ, но, къ сожалѣнію, не всѣ эти системы органовъ были разсмотрѣны нами одинаково подробно, что зависѣло, отчасти отъ того, съ какой подробностью онѣ были изслѣдованы, отчасти отъ того, съ какихъ точекъ зрѣнія были произведены изслѣдованія. Несмотря на эту неполноту нашего обзора (которую я сознаю болѣе, чѣмъ кто либо другой), мы, какъ мнѣ кажется, сопоставили въ настоящей работѣ болѣе обширный матеріалъ, чѣмъ тотъ, которымъ пользовались до сихъ поръ изслѣдователи, пытавшіеся разрѣшить вопросъ о строеніи ближайшихъ предковъ позвоночныхъ и о соотношеніяхъ между низшими представителями ихъ; въ послѣдней части нашей работы мы попытаемся сопоставить полученные нами результаты и, на основаніи такого сопоставленія, дать цѣльную картину гипотетической организаціи протокраніатъ.

Заключеніе.

На основаніи подробнаго изслѣдованія развитія и строенія скелета головы и мускулатуры у циклостомъ и сравненія ихъ съ низшими гнатостомами, сдѣланныхъ въ первой части и въ началѣ второй части этой работы, мы получили представленіе о строеніи этихъ системъ органовъ у общихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ, которыхъ мы для удобства обозначили терминомъ протокраніатъ [1]).

Далѣе, во второй части настоящей работы, частью на основаніи личныхъ наблюденій надъ развитіемъ и строеніемъ циклостомъ и низшихъ гнатостомъ, а частью пользуясь литературными данными, я попытался свести эти результаты съ тѣмъ, что намъ извѣстно относительно другихъ системъ органовъ и такимъ образомъ получить основанное на сопоставленіи многихъ чертъ организаціи цѣльное представленіе о строеніи общихъ предковъ современныхъ позвоночныхъ. При этомъ я, конечно, сознаю, что выводы, полученные мною имѣютъ гипотетическое значеніе. Мнѣ, однако, кажется, что весьма желательно, для обоснованности гипотезы о происхожденіи позвоночныхъ, разработать ее по возможности подробно и принять въ соображеніе всѣ данныя, которыми мы располагаемъ, чего до сихъ поръ

[1]) Когда я лѣтомъ 1915 г. дописывалъ общую часть этой работы, то мною была написана отдѣльная глава о систематическихъ отношеніяхъ между миксинами и миногами, при чемъ я, на основаніи литературныхъ данныхъ, пришелъ къ выводу, что миксины представляютъ собой группу примитивныхъ циклостомъ (Marsipobranchii), сравнительно рано отдѣлившуюся отъ общаго ствола Marsipobranchii и благодаря этому сохранившую многія черты примитивной организаціи; другія же черты ихъ строенія были измѣнены вторично, благодаря своеобразному образу жизни (спеціализація). Это сравненіе, поскольку оно касалось миксинъ, было сдѣлано на основаніи литературныхъ данныхъ, такъ какъ лично я, за отсутствіемъ матеріала, не изслѣдовалъ этой весьма для меня интересной и важной группы. Въ настоящее время, благодаря любезности профессора Г. В. Нила (H. V. Neal), которому я здѣсь приношу мою искреннюю и глубокую благодарность, я получилъ нѣсколько экземпляровъ *Bdellostoma Stouti* Lock. и откладываю обсужденіе вопроса объ отношеніяхъ между миногами и миксинами до того времени, когда этотъ матеріалъ будетъ мною обработанъ.

обыкновенно не дѣлалось и что я попытался сдѣлать въ настоящей работѣ. Заканчивая ее, я въ короткой формѣ резюмирую тѣ выводы, къ которымъ мы пришли, чтобы дать по возможности конкретное представленіе о строеніи гипотетическихъ предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ.

Мы имѣемъ основаніе думать, что протокраніаты (мы для краткости и удобства будемъ пользоваться этимъ терминомъ) были водными животными не крупныхъ размѣровъ [1]), на переднемъ концѣ тѣла которыхъ помѣщалось ротовое отверстіе. Дорсально отъ этого отверстія открывались наружу парныя обонятельныя ямки. По бокамъ тѣла, тотчасъ позади рта, съ каждой стороны открывался наружу рядъ жаберныхъ щелей, число которыхъ было довольно велико (не менѣе 17-ти); заднепроходное отверстіе было, по всей вѣроятности, отдѣлено отъ отверстій выдѣлительныхъ органовъ и весьма возможно, что существовали pori abdominales. По бокамъ сравнительно весьма небольшого головного отдѣла тѣла были видны глаза съ прозрачной роговицей; дорсально отъ нихъ помѣщались парные теменные глаза, тоже видные снаружи.

Весьма вѣроятно, что кожа была пигментирована и, во всякомъ случаѣ, тѣло было непрозрачно (въ пользу этого предположенія говоритъ способъ эволюціи парныхъ глазъ съ прозрачными роговицей и хрусталикомъ). Парныхъ конечностей (плавниковъ) еще не было, но весьма возможно, что уже были развиты непарные плавники, хвостовой и дорсальный. Кожа протокраніатъ была голая и представляла собой многослойный эпидермисъ съ железистыми клѣтками и сравнительно мало дифференцированный слой подкожной клѣтчатки. Скелетныхъ образованій въ кожѣ (кожнаго скелета) не было и зубы въ ротовой полости также не были развиты.

[1]) О ростѣ протокраніатъ мы можемъ судить, во-первыхъ, по строенію ихъ скелета, во-вторыхъ, по строенію ротового аппарата и способу питанія, о которомъ мы можемъ заключить изъ строенія ротовыхъ частей; животныя, имѣвшія только хрящевой и притомъ весьма просто построенный скелетъ и не имѣвшія зубовъ, едва ли могли быть крупныхъ размѣровъ.

Осевой скелетъ былъ представленъ хордой, доходившей впереди до области infundibulum, т. е. заходившей далеко впередъ [1]). Спинная струна состояла изъ сильно вакуолизированныхъ клѣтокъ, типичныхъ для низшихъ позвоночныхъ, и на ней уже были развиты обѣ хордальныя оболочки. По всей вѣроятности, уже существовали хрящевыя верхнія диплоспондильныя дуги позвоночника; нижнихъ дугъ и реберъ еще не было. Въ головномъ отдѣлѣ протокраніатъ былъ развитъ только парахордальный черепъ, притомъ весьма неполный. Черепъ кончался впереди отъ блуждающаго нерва, такъ что затылочный отдѣлъ еще не вошелъ въ составъ осевого черепа, который былъ развитъ на счетъ сравнительно небольшого числа головныхъ сегментовъ, а именно метамеровъ 1—5 головы (по счету Кольцова), и представлялъ собой двѣ хрящевыя пластинки, охватывавшія головной мозгъ снизу и съ боковъ; дно его было замкнуто только въ задней части, т. е. въ области хорды; въ передней части существовала обширная фонтанель. Точно также не было хрящевой крышки черепа, и очень возможно, что и рострально онъ не былъ замкнутъ. Съ парахордальными пластинками срослись слуховыя капсулы, весьма просто устроенныя.

Если у протокраніатъ уже были развиты хрящи трабекулъ (что, какъ мы видѣли, вполнѣ вѣроятно), то они не были сращены съ парахордальнымъ черепомъ, но возможно, что они были связаны съ нимъ связками. Первоначально трабекулы не служили для образованія черепной коробки: можетъ быть, онѣ служили для поддержки первичнаго ротового скелета (околоротового кольца). Совершенно невѣроятно, чтобы трабекулы были (какъ предполагалось цѣлымъ рядомъ авторовъ) когда либо висцеральными дугами. Кромѣ слуховыхъ капсулъ, существовали парныя обонятельныя капсулы, которыя съ черепомъ сращены еще не были.

---

[1]) Мы должны принять въ соображеніе, что мозговые изгибы, и въ частности мезоцефалическій изгибъ, не были еще выражены, такъ что нижняя мозговая воронка лежала очень близко отъ передняго конца мозга.

Что касается до висцеральнаго скелета, то такъ же, какъ и осевой, онъ у протокраніатъ былъ построенъ весьма примитивно; у нихъ между каждыми двумя жаберными щелями помѣщалась тонкая, нерасчлененная хрящевая жаберная дужка. Число этихъ дужекъ было довольно велико: ихъ было не менѣе 17-ти, при чемъ пять переднихъ дужекъ принадлежали собственно головѣ (области осевого черепа) [1]), а остальныя принадлежали туловищу. Какъ переднія, такъ и заднія дужки были построены по одному и тому же типу и несли одну и ту же функцію, т. е. служили скелетомъ функціонирующаго жабернаго аппарата. Возможно, что эти дужки были подвѣшены посредствомъ рыхлой соединительной ткани къ осевому скелету, но ни дорсальныхъ, ни вентральныхъ хрящевыхъ перемычекъ между ними (жаберной рѣшетки) не было; копулярный скелетъ также еще не былъ развитъ. Такимъ образомъ, жаберный скелетъ протокраніатъ заходилъ далеко впередъ, сравнительно съ современными позвоночными, и не принималъ участія въ образованіи ротового скелета. Послѣдній, по всей вѣроятности, былъ устроенъ весьма просто, а именно состоялъ изъ хрящевого околоротового кольца. Таково было въ существенныхъ чертахъ строеніе скелета протокраніатъ, поскольку намъ удалось его возстановить на основаніи данныхъ сравнительной анатоміи и эмбріологіи; отмѣтимъ, что скелетъ этотъ отличался весьма большой примитивностью строенія, сравнительно со скелетомъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ (ср. рис. 14 и 15).

Соотвѣтственно этому примитивному строенію скелета, и мускулатура протокраніатъ была сравнительно весьма мало дифференцирована. Въ туловищной области эта мускулатура состояла изъ однородно построенныхъ міотомовъ, раздѣленныхъ изогнутыми міосептами: міотомы

[1]) Это тѣ дужки, которыя мы при своемъ описаніи обозначали какъ преджаберныя, т. е. жаберныя дужки личного и тройничнаго нервовъ. Дужка n. glossopharyngei находилась на границѣ между черепомъ и туловищемъ. Замѣтимъ, что въ настоящее время у миногъ ея принадлежность къ головѣ опредѣляется не столько ея положеніемъ, сколько тѣмъ, что она приросла къ черепу.

правой и лѣвой стороны сходились на брюшной сторонѣ тѣла. Дифференцированной мускулатуры парныхъ и непарныхъ плавниковъ еще не было. Въ головной области существовалъ непрерывный рядъ дорсальныхъ отдѣловъ переднихъ міотомовъ, но передніе три міотома этого ряда уже измѣнили свою функцію и сдѣлались глазными мышцами; въ расположеніи ихъ, по всей вѣроятности, еще сохранились слѣды ихъ первоначальнаго метамернаго расположенія. Соматическая поджаберная мускулатура (гомологъ подъязычной мускулатуры гнатостомъ) уже развилась и доходила до передняго конца тѣла.

Не менѣе просто была устроена висцеральная мускулатура протокраніатъ. Въ жаберной области эта мускулатура была строго сегментирована (бранхіомерія жаберныхъ мышцъ), и каждой жаберной дугѣ соотвѣтствовало два мускула съ вертикально направленными волокнами, а именно наружная (m. constrictor) и внутренняя (m. adductor) жаберная мышца. Число этихъ мышцъ соотвѣтствовало числу жаберныхъ дужекъ, т. е. было сравнительно весьма велико (ср. рис. 15); эта висцеральная мускулатура доходила до самаго передняго конца тѣла. Была ли спеціальная мускулатура ротового скелета (околоротового кольца), мы, за отсутствіемъ данныхъ, не можемъ сказать; слѣдовъ этой мускулатуры, насколько я могу судить, не сохранилось.

Сопоставляя всѣ полученные нами результаты относительно скелета и мускулатуры протокраніатъ, мы приходимъ къ выводу, что у нихъ эти именно системы органовъ своей примитивностью сильно отличались отъ того, что мы находимъ у наиболѣе низко организованныхъ современныхъ позвоночныхъ, какъ циклостомъ, такъ и низшихъ гнатостомъ (поперечноротыхъ). Напротивъ, нервная система и органы высшихъ чувствъ протокраніатъ, наряду съ многими чертами первичной организаціи имѣли гораздо болѣе прогрессивный характеръ чѣмъ только что разсмотрѣнныя системы органовъ: это, какъ мнѣ кажется, особенно сказывается на органахъ чувствъ. Правда, мы имѣемъ полное основаніе думать, что въ центральной нервной системѣ, въ частности въ головномъ мозгу у протокраніатъ,

еще существовали весьма примитивныя черты: такъ чрезвычайно вѣроятно, что расположеніе сѣраго и бѣлаго вещества въ большинствѣ отдѣловъ головного мозга у нихъ было то же, что и въ спинномъ, т. е. что бѣлое вещество лежало кнаружи отъ сѣраго. Точно также весьма возможно, что первичная сегментація центральной нервной системы, а именно расчлененіе головного мозга на невромеры, которыхъ въ немъ было не менѣе 10, еще было выражено у взрослаго животнаго. Крышка мозга у протокраніатъ, по всей вѣроятности, не содержала нервнаго вещества и была представлена эпителіемъ, къ которому прилегали сосудистыя сплетенія, питавшія мозгъ. Всѣ эти признаки являются чертами примитивнаго строенія, унаслѣдованными отъ еще болѣе низко организованныхъ предковъ черепныхъ позвоночныхъ. Но, съ другой стороны, у протокраніатъ уже были выражены главные отдѣлы мозга современныхъ позвоночныхъ, а именно telencephalon impar s. medium съ lobi laterales, diencephalon, mesencephalon и metencephalon; по всей вѣроятности мозжечекъ (epencephalon) былъ уже намѣченъ. Конечно, развитіе telencephalon medium представляетъ собой признакъ еще примитивной организаціи, но расчлененіе мозга на типичные для позвоночныхъ отдѣлы, т. е., другими словами, процессъ концентраціи, благодаря которому первичное расчлененіе головного мозга на невромеры замѣняется новымъ расчлененіемъ, дѣлающимъ возможной дальнѣйшую прогрессивную дифференцировку мозга, есть признакъ прогрессивный. Къ сожалѣнію, у насъ не хватаетъ данныхъ, чтобы говорить о степени гистологической дифференцировки головного мозга общихъ предковъ современныхъ позвоночныхъ, но, судя по степени развитія органовъ высшихъ чувствъ, мы можемъ думать, что она не стояла слишкомъ низко. Такимъ образомъ, мы, по имѣющимся въ настоящее время фактамъ, можемъ составить себѣ слѣдующее представленіе о центральной нервной системѣ протокраніатъ: головной мозгъ, сохраняя еще нѣкоторые признаки своей примитивной организаціи (расположеніе сѣраго и бѣлаго вещества, невромерія, сильное развитіе telencephalon impar, эпителіальное строеніе крышки головного мозга), уже былъ

въ другихъ отношеніяхъ дифференцированъ по типу современныхъ позвоночныхъ (раздѣленіе на отдѣлы и т. д.) и стоялъ на пути прогрессивной эволюціи.

Периферическая нервная система протокраніатъ, повидимому, имѣла тотъ же характеръ, что и центральная, т. е. въ ней, наряду съ признаками старой, примитивной организаціи, уже ясно были намѣчены черты прогрессивной новой, что въ значительной степени находилось въ зависимости отъ степени филогенетическаго развитія, достигнутой органами, иннервируемыми данными нервами.

Мы имѣемъ полное основаніе думать, что въ спинномозговыхъ нервахъ протокраніатъ спинные и брюшные корешки каждаго туловищнаго сегмента были раздѣлены точно такъ же, какъ у циклостомъ и у ланцетника, и это, несомнѣнно, является признакомъ весьма низкой организаціи. Такъ какъ конечностей не было, то не было и нервныхъ сплетеній конечностей, т. е. вся периферическая нервная система туловища была построена совершенно однородно и не дифференцирована на области. Рядъ брюшныхъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ не прерываясь переходилъ изъ туловища въ голову, и только три самые передніе нервы этого типа были дифференцированы нѣсколько иначе, чѣмъ остальные (n. n. III, IV, VI), въ зависимости отъ дифференцировки глазныхъ мышцъ. Такимъ образомъ, мы можемъ сказать, что соматическіе нервы спинномозгового типа у протокраніатъ какъ въ туловищной, такъ и въ головной области, имѣли весьма примитивный характеръ.

Что касается до черепныхъ нервовъ, то въ нихъ именно соединены были, повидимому, черты и весьма низкой и прогрессивной организаціи. У современныхъ позвоночныхъ существуютъ слѣдующіе общіе и циклостомамъ и гнатостомамъ нервы [1]): n. trigeminus (n. trigeminus I. s. ophtalmicus и n. trigeminus II s. maxillo-mandibularis), n. facialis-acusticus, n. glossopharyngeus и n. vagus. Мы знаемъ, что эти нервы у водныхъ позвоночныхъ представляютъ собой,

[1]) N. terminalis (s. n. praeopticus mihi) я при этомъ обсужденіи оставляю въ сторонѣ въ виду того, что у циклостомъ этотъ нервъ не найденъ и что существуютъ весьма значительныя разногласія относительно его природы у гнатостомъ.

главнымъ образомъ, нервы жаберныхъ щелей и дугъ и что распредѣленіе и строеніе ихъ въ весьма значительной степени опредѣляется отношеніями къ жаберному аппарату. Такъ же несомнѣнно, что первично сегментація этихъ нервовъ соотвѣтствовала сегментаціи жаберныхъ метамеровъ.

Весьма вѣроятно, что жаберные нервы у болѣе отдаленныхъ предковъ позвоночныхъ были самостоятельны, такъ что каждому жаберному метамеру (бранхіомеру), т. е. комплексу, состоявшему изъ жаберной щели, жаберной дуги и сегмента жаберной мускулатуры, и соотвѣтствующему участку общихъ покрововъ и сегменту кровеносной системы, соотвѣтствовалъ одинъ метамерный жаберный нервъ. Такими мономерными жаберными нервами у современныхъ позвоночныхъ остались n. n. glossopharyngeus и facialis, при чемъ личной нервъ весьма сильно измѣненъ и осложненъ вслѣдствіе связи съ органами боковой линіи. Изъ остальныхъ жаберныхъ нервовъ n. vagus представляетъ собой полимерное образованіе, нервный комплексъ, иннервирующій цѣлый рядъ жаберныхъ сегментовъ [1]).

У протокраніатъ эта концентрація n. vagi уже произошла, но число его вѣтвей, соотвѣтственно числу жаберныхъ щелей и дугъ заслуховой области, было больше, чѣмъ у современныхъ формъ,—не менѣе 10—12 n. n. branchiales vagi. Въ предыдущихъ отдѣлахъ настоящей работы мы пришли къ выводу, что въ предслуховой области головы предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ существовали функціонирующія жаберныя щели (мы ихъ обозначили какъ преджаберныя щели 1—4), между которыми находились типично развитыя жаберныя дуги, метамерныя висцеральныя мышцы и т. д.; иннервировался этотъ предслуховой отдѣлъ жабернаго аппарата (ср. рис. 15) вѣтвями 2-го тройничнаго нерва (n. maxillo-mandibularis), въ который, можетъ быть, вошли и жаберные элементы n. ophtalmici (trigeminus I); такимъ образомъ, мы должны признать, что и 2-ой тройничный нервъ (n. maxillo-mandibularis) является нервнымъ комплек-

[1]) Вопросъ о томъ, какъ произошелъ этотъ комплексъ, представляетъ ли онъ результатъ сліянія (что мнѣ кажется наиболѣе вѣроятнымъ), или произошелъ по типу n. collector, я здѣсь разбирать не буду.

сомъ, состоящимъ, по крайней мѣрѣ, изъ двухъ висцеральныхъ нервовъ, т. е., другими словами, процессъ концентраціи отдѣльныхъ висцеральныхъ сегментальныхъ нервовъ, который произошелъ у предковъ протокраніатъ въ заднемъ отдѣлѣ жаберныхъ нервовъ, произошелъ у нихъ и въ переднемъ ростральномъ отдѣлѣ. Весьма возможно, что четвертая преджаберная щель и дуга (которыя у ихъ предковъ иннервировались висцеральною вѣтвью n. ophtalmici trigemini I) у протокраніатъ уже перешли въ область иннерваціи n. maxillomandibularis (trigemini II). Самая передняя, т. е. пятая, преджаберная дуга иннервировалась, повидимому, самостоятельнымъ нервомъ (n. mesocephalicus). Что касается до строенія самыхъ жаберныхъ нервовъ, то оно было весьма примитивно. Каждый нервъ былъ представленъ одной вѣтвью, проходившей позади соотвѣтствующей жаберной щели; n. n. praetrematici interni et externi, а также глубокая вѣтвь, которая встрѣчается у миногъ, еще не были развиты. Каждый жаберный нервъ содержалъ соматически - чувствующіе, висцерально - двигательные и висцерально - чувствующіе компоненты; такое строеніе, весьма простое и мало дифференцированное сравнительно съ тѣмъ, что мы находимъ у современныхъ позвоночныхъ, вполнѣ соотвѣтствовало простому и однородному строенію жабернаго аппарата протокраніатъ.

Съ другой стороны, въ нервахъ органовъ чувствъ у протокраніатъ, насколько мы можемъ судить, прогрессивная дифференцировка наступила весьма рано; мы имѣемъ полное основаніе думать, что обонятельный, зрительный и слуховой нервъ у нихъ были построены въ общемъ такъ же, какъ у современныхъ позвоночныхъ. Такое же распредѣленіе (по крайней мѣрѣ, въ главныхъ чертахъ) имѣли и нервы органовъ боковой линіи.

Такимъ образомъ, мы имѣемъ основаніе думать, что периферическая нервная система общихъ предковъ современныхъ циклостомъ и гнатостомъ (протокраніатъ) имѣла двойственный характеръ, въ зависимости отъ строенія тѣхъ органовъ, которые иннервировались тѣми или другими нервами; въ ней соединялись признаки и примитивной и болѣе высокой, прогрессивной организаціи.

Что касается до органовъ внѣшнихъ чувствъ, то мы видѣли, что они, въ общемъ, имѣютъ прогрессивный характеръ. Органы боковой линіи, хотя построенные сравнительно просто и представленные нервными почками, по всей вѣроятности, были уже распредѣлены по тому же типу, который мы встрѣчаемъ у циклостомъ и гнатостомъ. Органы обонянія существовали у протокраніатъ въ видѣ парныхъ обонятельныхъ ямокъ, расположенныхъ на переднемъ концѣ тѣла, снабженныхъ очень просто устроеннымъ хрящевымъ скелетомъ и по своему гистологическому строенію близкихъ къ тому, что мы встрѣчаемъ у современныхъ низшихъ позвоночныхъ.

Парные глаза у протокраніатъ достигли сравнительно высокой степени дифференцировки: инвертированная ретина, пигментный слой и сосудистая оболочка, дифференцированный хрусталикъ эпителіальнаго происхожденія и мускулы, двигавшіе глазное яблоко, были у нихъ уже развиты. Очень возможно, что эти части были слабѣе развиты, чѣмъ у современныхъ формъ позвоночныхъ, но морфологически мы имѣемъ тотъ же типъ органовъ зрѣнія и должны предположить, что уже эти отдаленные предки позвоночныхъ были способны воспринимать образы. Весьма возможно, что теменные глаза протокраніатъ были развиты лучше, чѣмъ у современныхъ формъ, и еще функціонировали въ качествѣ органовъ зрѣнія.

Что касается до органа слуха и равновѣсія, то мы также можемъ сказать, что у протокраніатъ онъ былъ развитъ сравнительно высоко; въ немъ были намѣчены главные отдѣлы слухового лабиринта, были развиты два полукружныхъ канала, существовали дифференцированныя maculae и cristae acusticae, въ которыхъ оканчивались развѣтвленія слухового нерва, и все внутреннее ухо было окружено хрящевой слуховой капсулой, неподвижно сращенной съ осевымъ черепомъ. Мы можемъ предположить, что функціонировалъ этотъ органъ приблизительно такъ же, какъ ухо циклостомъ.

Мы видимъ, такимъ образомъ, что у протокраніатъ органы высшихъ чувствъ, повидимому, стояли уже на такой высотѣ, что давали животному свѣдѣнія о довольно

далекихъ измѣненіяхъ окружающей среды и притомъ свѣдѣнія въ достаточной степени разнообразныя.

Насколько мы можемъ судить, органы пищеваренія были построены, въ общемъ, по тому же типу, какъ у циклостомъ, хотя, вѣроятно, строеніе ихъ было въ общемъ болѣе примитивно, въ связи съ простотою органовъ воспріятія пищи. Ротъ помѣщался на переднемъ концѣ тѣла и былъ лишенъ зубовъ; pharynx, выстланный эктодермическимъ эпителіемъ, былъ еще сравнительно слабо развитъ, такъ какъ жаберная полость начиналась непосредственно съ ротового скелета. Гипофиза представляла собой еще железу съ протокомъ, открывавшемся въ ротовую полость или въ непосредственной близости отъ нея; по всей вѣроятности, уже установились отношенія между гипофизой и infundibulum cerebri. Возможно, что и gl. thyroidea еще имѣла выводной протокъ, открывавшійся на брюшной стѣнкѣ жаберной полости. Кишечникъ протокраніатъ представлялъ собой прямую трубку съ слабо развитымъ спиральнымъ клапаномъ, нѣсколько увеличивавшимъ его поверхность; печень уже была дифференцирована и представляла собой сложно построенную трубчатую железу; поджелудочная железа также была развита. Такимъ образомъ, органы пищеваренія были развиты у протокраніатъ по типу современныхъ позвоночныхъ и отличались отъ нихъ только степенью развитія и дифференцировкой.

Мы имѣемъ полное основаніе думать, что у протокраніатъ сердце было развито по тому же типу, какъ у современныхъ формъ, т. е., что въ немъ были дифференцированы главные отдѣлы сердца рыбъ и циклостомъ, а именно венозная пазуха, предсердіе и желудочекъ, изъ котораго выходила жаберная аорта, дававшая вѣтви въ многочисленныя жабры. Что касается до послѣднихъ то онѣ были, какъ мы видѣли, устроены значительно проще, чѣмъ у современныхъ позвоночныхъ. У протокраніатъ число жаберныхъ щелей было значительно больше, чѣмъ у современныхъ формъ, по всей вѣроятности, не менѣе 17-ти; возможно, что ихъ было и больше. Рядъ жаберныхъ щелей начинался непосредственно позади

рта и заходилъ довольно далеко въ туловищную область, при чемъ на предслуховую область приходилось не менѣе четырехъ жаберныхъ сегментовъ. Эти жабры, повидимому, были устроены сравнительно просто: между каждыми двумя жаберными щелями, открывавшимися съ одной стороны наружу, съ другой—въ кишечный каналъ, находилась жаберная дуга, внутри которой проходили: 1) приносящій и выносящій кровеносные сосуды и соединяющіе ихъ капилляры, въ которыхъ происходило окисленіе крови, 2) хрящевая висцеральная дуга, 3) жаберный нервъ и 4) мускулы. Возможно, что дифференцированныхъ жаберныхъ лепестковъ на жаберныхъ дугахъ не было, и что достаточная степень интенсивности окисленія крови достигалась благодаря большому числу жаберныхъ щелей.

Органы выдѣленія протокраніатъ были представлены парными сегментально построенными почками, посегментно расположенные канальцы которыхъ открывались, съ одной стороны, мерцательными воронками въ полость тѣла, съ другой стороны—въ парные выводные протоки; мальпигіевы клубочки были развиты. Половыя железы были парными и половые продукты выводились, по всей вѣроятности, черезъ абдоминальныя поры: связь между половой и выдѣлительной системой въ этомъ отношеніи еще не была установлена.

Таково, въ общихъ чертахъ, представленіе, которое на основаніи современныхъ изслѣдованій мы можемъ себѣ составить о гипотетическихъ предкахъ циклостомъ и гнатостомъ, обозначенныхъ нами именемъ протокраніатъ. Мы уже отмѣтили, что это представленіе гипотетическое, и намъ надо поставить вопросъ, насколько эта гипотеза можетъ считаться обоснованной [1]). Отмѣтимъ то, что весьма часто забывается противниками филогенетическихъ изслѣдованій, а именно, что въ основу нашихъ умозаключеній относительно эволюціи предковъ современныхъ позвоночныхъ положенъ цѣлый рядъ детальныхъ и неодно-

[1]) Я не вхожу здѣсь въ разборъ вопроса о методикѣ и основаніяхъ филогенетическаго изслѣдованія, такъ какъ этотъ вопросъ мною подробно разобранъ въ моей книгѣ: „Этюды по теоріи эволюціи. Индивидуальное развитіе и эволюція“ (А. Н. Сѣверцовъ, 1912).

кратно провѣренныхъ и дополненныхъ изслѣдованій надъ строеніемъ большого числа системъ органовъ. Ближайшіе выводы изъ такихъ, своихъ и чужихъ, изслѣдованій и положены нами въ основу того представленія о строеніи протокраніатъ, которое мы попытались дать читателю.

Но предполагая, что намъ дѣйствительно на основаніи данныхъ сравнительной анатоміи и эмбріологіи удалось возстановить эволюцію отдѣльныхъ системъ органовъ (я думаю, что для многихъ системъ органовъ, мы едва ли можемъ въ этомъ сомнѣваться), у насъ можетъ появиться сомнѣніе въ томъ, что органы, строеніе которыхъ у предковъ современныхъ позвоночныхъ намъ дѣйствительно удалось возстановить, дѣйствительно существовали у одной и той же группы животныхъ, т. е., другими словами, что они были современны другъ другу. Вѣдь, можетъ быть, въ предыдущемъ описаніи мы соединили въ одно цѣлое ряды признаковъ, принадлежавшіе различнымъ эпохамъ, и существъ съ такой группировкой признаковъ никогда не существовало, хотя самые признаки дѣйствительно принадлежали предкамъ позвоночныхъ.

Мнѣ думается, что однимъ изъ самыхъ трудныхъ пунктовъ при филогенетическомъ изслѣдованіи является, дѣйствительно, вопросъ о сосуществованіи признаковъ предковъ, которые намъ удается возстановить тѣмъ или инымъ способомъ; предполагая, что у даннаго животнаго мы находимъ два рудиментарныхъ органа, принадлежащіе различнымъ системамъ, мы съ увѣренностью можемъ сказать, что оба эти органа въ развитомъ состояніи существовали у его предковъ, но намъ надо еще доказать, что они были развиты у одного и того же предка; вполнѣ возможно, что они существовали въ разныя эпохи филогенетической эволюціи этихъ предковъ. Одновременное существованіе разныхъ признаковъ во взрослomъ состояніи или въ теченіе эмбріональнаго развитія не есть доказательство одновременности существованія ихъ въ анцестральномъ состояніи, особенно, если мы вспомнимъ явленія ускореннаго и замедленнаго развитія (гетерохроніи).

Не входя въ детальный разборъ этого теоретическаго вопроса, я отмѣчаю, что невѣрное толкованіе наблюдае-

мыхъ нами фактовъ вполнѣ возможно; дѣлая филогенетическіе выводы, я эту возможность ошибокъ постоянно имѣлъ въ виду и по мѣрѣ силъ старался ихъ избѣжать.

Укажу очень коротко на критеріи, которыми приходится пользоваться и которыми и я пользовался при разборѣ вопросовъ филогенеза въ тѣхъ случаяхъ, когда мы не имѣемъ палеонтологическихъ данныхъ, т. е. самаго цѣннаго пробнаго камня при филогенетическомъ изслѣдованіи. Если мы имѣемъ у сравниваемыхъ современныхъ формъ (въ данномъ случаѣ у низшихъ гнатостомъ и циклостомъ) два болѣе или менѣе сложно построенныхъ органа весьма сходнаго строенія, то мы можемъ съ извѣстной степенью увѣренности сказать, что эти органы унаслѣдованы отъ общихъ предковъ или, точнѣе, что унаслѣдованы общія черты строенія этихъ органовъ. Правда, здѣсь можно въ нѣкоторыхъ случаяхъ думать, что сходство обусловлено параллелизмомъ въ эволюціи, т. е., что унаслѣдовано нѣкоторое болѣе примитивное (или въ случаяхъ дегенераціи болѣе высокое) строеніе данныхъ органовъ, а что современное состояніе достигнуто, благодаря параллельной эволюціи при сходныхъ условіяхъ. Но прежде чѣмъ утверждать это, надо еще доказать, что такія сходныя условія были. Параллельная эволюція становится болѣе или менѣе невѣроятной, если мы имѣемъ сходные сложные органы, въ развитіи которыхъ участвуютъ гетерогенныя части; такимъ образомъ, предположить, что сходство между глазами циклостомъ и глазами рыбъ получилось благодаря параллелизму въ эволюціи весьма трудно, ибо основное сходство простирается не только на строеніе самаго чувствующаго аппарата глаза, т. е. ретины и глазного нерва и затѣмъ пигментнаго слоя, но и на строеніе хрусталика, сосудистой оболочки, склеры и, наконецъ, глазныхъ мышцъ и ихъ нервовъ. Предположеніе, что сходство во всѣхъ этихъ частяхъ обусловлено параллелизмомъ является въ достаточной степени невѣроятнымъ.

Если, изслѣдуя индивидуальное развитіе двухъ сильно различающихся по строенію органовъ сравниваемыхъ нами формъ (циклостомъ и низшихъ гнатостомъ), мы находимъ

въ ихъ онтогенезѣ стадію, на которой они сходны и съ которой начинается ихъ дивергентное развитіе, то мы имѣемъ полное основаніе думать, что въ ихъ филогенезѣ то строеніе органовъ взрослыхъ предковъ, которое соотвѣтствовало этой онтогенетической стадіи (наша задача возстановить это строеніе путемъ сравненія), было характерно для ближайшихъ общихъ предковъ двухъ интересующихъ насъ современныхъ формъ (въ данномъ случаѣ протокраніатъ). На этомъ именно основаніи мы можемъ сказать, что найденное нами строеніе висцеральнаго скелета было характерно для ближайшихъ предковъ циклостомъ и гнатостомъ.

Наконецъ, третьимъ критеріемъ, на основаніи котораго мы можемъ судить объ организаціи предковъ современныхъ позвоночныхъ какъ цѣлыхъ организмовъ, является принципъ морфологической координаціи органовъ [1]), т. е. положеніе, что нѣкоторый типъ строенія органовъ данной системы и опредѣленная высота развитія ихъ стоятъ въ опредѣленномъ соотвѣтствіи съ типомъ строенія и высотой развитія тѣхъ системъ органовъ, которыя съ данной системой ближайшимъ образомъ связаны по функціямъ. Если намъ удается возстановить на основаніи сравнительно-морфологическаго изслѣдованія нѣкоторое опредѣленное строеніе данной системы органовъ предковъ, то на основаніи данныхъ сравнительной морфологіи мы можемъ себѣ составить представленіе о томъ, каково должно быть строеніе системъ органовъ, ближайшимъ образомъ связанныхъ съ данной системой по функціямъ; такимъ же точно образомъ палеонтологъ на основаніи строенія скелета ряда ископаемыхъ формъ умозаключаетъ о строеніи ихъ мускулатуры, о строеніи ихъ головного мозга и другихъ системъ органовъ. Если же, изслѣдуя, въ свою очередь, эти послѣднія системы органовъ, мы въ нихъ находимъ именно тотъ характеръ анцестральнаго строенія,

[1]) Его иногда обозначаютъ и какъ принципъ корреляціи, но такъ какъ этимъ послѣднимъ терминомъ я обозначаю соотносительныя измѣненія при эволюціонномъ процессѣ, т. е. нѣчто совсѣмъ другое, то я думаю, что терминъ морфологической координаціи здѣсь больше подойдетъ.

который мы (по строенію первой изслѣдованной нами системы органовъ) имѣемъ основанія ожидать, то вполнѣ основательно думать, что эти двѣ координированныя системы органовъ дѣйствительно существовали у одного и того же животнаго, т. е. мы получаемъ рѣшеніе вопроса, который мы поставили.

Такіе именно результаты я получилъ, изслѣдуя строеніе висцеральнаго скелета и висцеральной мускулатуры современныхъ низшихъ позвоночныхъ. Съ другой стороны, строеніе висцеральнаго скелета и мускулатуры позволяютъ намъ сдѣлать заключенія о жаберныхъ щеляхъ и вообще о строеніи жабернаго аппарата; при этомъ оказывается, что подтвержденія нашимъ взглядамъ на эти органы у протокраніатъ мы находимъ, изслѣдуя строеніе нервовъ циклостомъ и гнатостомъ. Такимъ образомъ, выводы, полученные нами на одной системѣ органовъ, позволяютъ намъ провѣрить результаты, полученные на другой, функціонально связанной съ ней, системѣ и, если эти выводы совпадаютъ, то у насъ получается увѣренность въ правильности нашихъ умозаключеній. Пользуясь только что намѣченными критеріями, мы въ предшествующихъ отдѣлахъ этой работы попытались возстановить строеніе предковъ современныхъ позвоночныхъ нѣсколько подробнѣе, чѣмъ это дѣлалось до сихъ поръ, и пришли къ выводу, что ихъ приходится выдѣлить въ самостоятельную группу, которую мы обозначили терминомъ Protocraniata.

Мы можемъ охарактеризовать эту группу какъ черепныхъ позвоночныхъ животныхъ, еще лишенныхъ парныхъ конечностей, съ голой кожей и безъ зубовъ, съ весьма просто устроеннымъ осевымъ скелетомъ и съ висцеральнымъ скелетомъ, представленнымъ большимъ числомъ нерасчлененныхъ жаберныхъ дугъ, рядъ которыхъ начинался непосредственно позади рта, ограниченнаго весьма примитивнымъ ротовымъ скелетомъ (ротовымъ кольцомъ). Сегментація мускулатуры какъ осевой, такъ и висцеральной, была

еще очень полно выражена. Органы дыханія были представлены жаберными щелями очень примитивнаго устройства, по всей вѣроятности, безъ жаберныхъ лепестковъ. Существовало мѣшковидное сердце, раздѣленное на предсердіе и желудочекъ. Въ головномъ мозгу, несмотря на черты примитивнаго строенія, были намѣчены черты болѣе высокой организаціи, выраженныя въ раздѣленіи мозга на типичные для современныхъ позвоночныхъ отдѣлы. Органы высшихъ чувствъ имѣли сравнительно высокое строеніе: глаза были въ существенныхъ чертахъ построены такъ же, какъ у современныхъ позвоночныхъ, и глазные мускулы были развиты; въ органѣ слуха были дифференцированы два полукружныхъ канала и намѣчены главные отдѣлы внутренняго уха современныхъ формъ; органы обоняніа были представлены парными обонятельными ямками.

Разбирая организацію протокраніатъ и сравнивая ихъ съ современными формами, мы можемъ опредѣлить (по крайней мѣрѣ, въ общихъ чертахъ) тѣ особенности, которыя обусловили прогрессивный характеръ ихъ эволюціи. Сравнивая системы ихъ органовъ, мы можемъ сказать, что наиболѣе прогрессивными чертами отличаются ихъ органы высшихъ чувствъ и, въ связи съ этимъ, центральная нервная система. Эти системы органовъ наиболѣе приближаются къ тому, что мы находимъ у современныхъ формъ и мы можемъ думать, что побѣда протокраніатъ въ борьбѣ за существованіе была въ значительной степени обусловлена прогрессомъ этихъ чертъ организаціи: именно онѣ явились первично измѣняющимися (проталлактическими, Сѣверцовъ, 1912) органами, эволюція которыхъ опредѣлила весь характеръ дальнѣйшаго развитія позвоночныхъ. Съ біологической точки зрѣнія намъ вполнѣ понятно, что прогрессивная эволюція органовъ высшихъ чувствъ и центральной нервной системы имѣла именно такое значеніе: развитіе этихъ органовъ давало животному возмож-

ность быстро оріентироваться въ окружающей средѣ и быстро и главное точно реагировать на самыя разнообразныя ея измѣненія; само собой разумѣется, что очень большое значеніе при этомъ имѣло образное зрѣніе.

Дальнѣйшая эволюція протокраніатъ пошла по двумъ главнымъ направленіямъ [1]), а именно: съ одной стороны отъ нихъ произошли Marsipobranchii (Cyclostomata), съ другой—рыбы (Gnathostomata); все наше изслѣдованіе приводитъ насъ къ положенію, что циклостомы представляютъ собой вполнѣ самостоятельную вѣтвь, развившуюся благодаря прогрессивной эволюціи, наряду съ гнатостомами, изъ общаго корня протокраніатъ. Въ теченіе этой работы мы, какъ мнѣ кажется, въ достаточной степени показали, что гипотеза о происхожденіи циклостомъ отъ гнатостомъ путемъ дегенераціи противорѣчитъ фактамъ и должна быть рѣшительно оставлена.

При постепенномъ превращеніи протокраніатъ въ циклостомъ (точнѣе, въ общихъ предковъ современныхъ миксинъ и миногъ, которыхъ можно бы назвать протоциклостомами), произошелъ цѣлый рядъ прогрессивныхъ измѣненій въ различныхъ системахъ органовъ, изъ которыхъ отмѣтимъ слѣдующія: развились внутренніе жаберные мѣшки съ энтодермическими лепестками (Enterobranchiata) и образовалась на всемъ протяженіи жабернаго аппарата (начинаясь непосредственно позади рта) жаберная рѣшетка типа циклостомъ. Первичный ротовой скелетъ сохранился, но развились роговые зубы и въ связи съ ними измѣнился способъ питанія: закрылся цѣлый рядъ переднихъ жаберныхъ щелей, висцеральная мускулатура и скелетъ которыхъ измѣнили свою функцію и превратились въ новый ротовой скелетъ и мускулы типа циклостомъ; прогрессивно развился черепъ, измѣнилось строеніе гипофизы и органа обонянія и т. д.

[1]) Весьма возможно, что такихъ направленій эволюціи было нѣсколько, но о нихъ мы свѣдѣній не имѣемъ. Такой боковой вѣтвью можно бы, по примѣру американскихъ авторовъ, считать Ostracodermi (Ostracophora), но лично я скорѣе склоненъ думать, что они являются боковой вѣтвью низшихъ рыбъ.

Въ другомъ направленіи, исходя изъ той же только что очерченной нами организаціи протокраніатъ, пошла эволюція гнатостомъ; у нихъ развились эктодермическіе жаберные лепестки (Ectobranchiata) и, вѣроятно, въ связи съ этимъ типомъ дыханія жаберныя дуги расчленились каждая на четыре отдѣла (epi-, pharyngo-, cerato- и hypobranchialia), и это измѣненіе имѣло, повидимому, чрезвычайно важное значеніе для всей дальнѣйшей эволюціи гнатостомъ. Точно такъ же, какъ у циклостомъ, вслѣдъ за этимъ расчлененіемъ произошло закрытіе переднихъ висцеральныхъ щелей и превращеніе переднихъ висцеральныхъ дугъ въ элементы ротового скелета, но существенное отличіе отъ циклостомъ состояло въ томъ, что первичный ротовой скелетъ протокраніатъ, а также нѣкоторое число переднихъ висцеральныхъ дугъ атрофировалось, такъ что только дуги r. mandibularis n. trigemini и n. facialis (1-ая и 2-ая преджаберныя дуги по нашей терминологіи) превратились въ челюстной и подъязычный аппараты, устроенные гораздо болѣе просто, но по иному принципу, чѣмъ ротовой скелетъ циклостомъ, и, можетъ быть, именно поэтому оказавшіеся гораздо болѣе пластичными. Другимъ измѣненіемъ, оказавшимъ громадное вліяніе на дальнѣйшую эволюцію гнатостомъ, было развитіе парныхъ конечностей и ихъ мускулатуры. Далѣе отмѣтимъ прогрессивное развитіе черепа и позвоночника центральной нервной системы (главнымъ образомъ, головного мозга) и органовъ высшихъ чувствъ; очень важнымъ прогрессивнымъ измѣненіемъ можно считать развитіе плакоидныхъ чешуй во рту, превратившихся въ ротовой скелетъ. Въ нашу задачу не входитъ разбирать здѣсь вопросъ объ эволюціи циклостомъ и гнатостомъ и мы поэтому ограничимся этими немногими замѣчаніями.

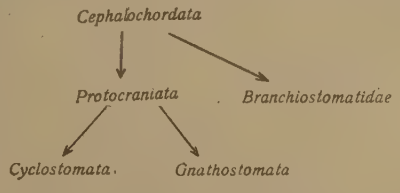
Если мы спросимъ, отъ какихъ формъ, въ свою очередь, произошли протокраніаты, то отвѣтъ на этотъ вопросъ мы здѣсь можемъ дать только въ самой общей формѣ, такъ какъ болѣе или менѣе обстоятельный разборъ этого вопроса предполагаетъ детальное сравненіе полученныхъ нами въ настоящей работѣ результатовъ съ тѣмъ, что намъ извѣстно относительно ланцетника и

родственныхъ ему формъ, т. е. новое изслѣдованіе, далеко выходящее за предѣлы поставленныхъ нами задачъ.

Не вдаваясь въ подробности, мы можемъ сказать, что, по суммѣ имѣющихся въ нашемъ распоряженіи данныхъ (ср. Макъ Брайдъ, 1910), протокраніаты произошли отъ одного общаго корня съ современными Branchiostomatidae, т. е. отъ группы вымершихъ въ настоящее время Cephalochordata, которыя въ цѣломъ рядѣ признаковъ были сходны съ современнымъ намъ ланцетникомъ, но представляли собой животныхъ гораздо менѣе спеціализованныхъ. Отъ современныхъ Branchiostomatidae эти формы отличались тѣмъ, что тѣло у нихъ было вполнѣ симметричнымъ, что у нихъ не было околожаберной (атріальной) полости и что, соотвѣтственно этому, жаберныя щели открывались прямо наружу; число этихъ жаберныхъ щелей было значительно меньше, чѣмъ у современнаго ланцетника и не превышало, по всей вѣроятности, числа, найденнаго нами для протокраніатъ. Органы обонянія, по всей вѣроятности, были парными образованіями.

Отъ этихъ древнихъ формъ произошли, во-первыхъ, Branchiostomatidae (которыя, благодаря своему приспособленію къ подводно-подземному образу жизни, во многихъ отношеніяхъ сильно спеціализовались, но несмотря на это сохранили цѣлый рядъ чертъ весьма примитивной организаціи), во-вторыхъ, протокраніаты, организацію которыхъ мы подробно разобрали въ настоящемъ изслѣдованіи.

Отъ протокраніатъ, въ свою очередь, произошли двѣ развившіяся въ дивергентныхъ направленіяхъ группы животныхъ, а именно, Cyclostomata (Enterobranchiata) и Gnathostomata (Dermatobranchiata s. Ectobranchiata). Этотъ процессъ мы можемъ выразить прилагаемой родословной схемой.



Все строеніе циклостомъ и гнатостомъ, какъ мы видѣли, показываетъ, что мы имѣемъ въ нихъ двѣ въ систематическомъ отношеніи равнозначущія группы, эволюція которыхъ пошла въ разныхъ

направленіяхъ. Поэтому представляется совершенно необходимымъ сдѣлать соотвѣтствующее этимъ новымъ даннымъ измѣненіе въ классификаціи позвоночныхъ, а именно, подраздѣлить подтипъ Vertebrata на два систематически равноцѣнныхъ отдѣла, а именно—на I. Cyclostomata (Enterobranchiata) и II. Gnathostomata (Dermatobranchiata)[1]), заключающій въ себѣ классы Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia.

Въ циклостомахъ и гнатостомахъ мы имѣемъ передъ собой два весьма интересныхъ съ теоретической точки зрѣнія типа организаціи, которые произошли отъ протокраніатъ и оба дожили до нашего времени. При этомъ мы видимъ, что судьба этихъ двухъ вѣтвей общаго ствола позвоночныхъ весьма неодинакова: циклостомы по какимъ то причинамъ остановились на сравнительно весьма низкой стадіи своей филогенетической эволюціи и остались бѣдной формами группой. Напротивъ, вѣтвь гнатостомъ оказалась при дальнѣйшей эволюціи весьма богатой новыми формами: она дала начало всѣмъ рыбамъ, а затѣмъ всѣмъ наземнымъ позвоночнымъ. То есть, другими словами, одна изъ вѣтвей, происшедшихъ отъ общаго ствола протокраніатъ (гнатостомы) оказалась весьма способной къ дальнѣйшей эволюціи, другая (циклостомы)—несравненно менѣе способной. Можно поставить вопросъ о томъ, отъ чего зависѣла большая пластичность организаціи однихъ и малая или, точнѣе, недостаточная степень этой пластичности у другихъ? Совершенно естественнымъ является предположеніе, что различіе въ судьбѣ циклостомъ и гнатостомъ зависѣло не столько отъ пластичности организмовъ самой по себѣ (сравненіе миксинъ и миногъ показываетъ, что предки

[1]) Такое подраздѣленіе было уже предложено Гудричемъ и Макъ-Брайдомъ (1908), но не принято большинствомъ авторовъ. При этомъ подраздѣленіи весьма серьезнаго вниманія заслуживаетъ вопросъ о томъ, какое систематическое значеніе имѣютъ группы Petromyzontes и Myxinoides: возможно, что разница между ними при пересмотрѣ окажется достаточной, чтобы признать ихъ за самостоятельные классы отдѣла циклостомъ.

циклостомъ были способны давать начало весьма разнообразнымъ формамъ), сколько отъ нѣкоторыхъ особенностей организаціи, которыя у гнатостомъ оказались болѣе способными дать начало разнообразнымъ приспособленіямъ, чѣмъ и у циклостомъ.

Я ограничусь здѣсь только постановкой этихъ вопросовъ и указаніемъ на ихъ интересъ; разборъ ихъ требуетъ самостоятельнаго изслѣдованія и не входитъ въ задачи настоящей работы. Начавъ ее со спеціальнаго изслѣдованія исторіи развитія скелета и мускулатуры миногъ, мы заканчиваемъ ее гипотезой о происхожденіи позвоночныхъ, въ которой мы, на основаніи всѣхъ бывшихъ въ нашемъ распоряженіи данныхъ, попытались возстановить организацію ближайшихъ предковъ современныхъ циклостомъ и рыбъ. Совпаденіе полученныхъ нами на основаніи изученія различныхъ системъ органовъ результатовъ заставляетъ думать, что мы при этомъ изслѣдованіи стояли на правильномъ пути и что гипотетическая картина организаціи протокраніатъ, данная нами въ настоящемъ изслѣдованіи, въ своихъ главныхъ чертахъ вѣрна.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА.

Ayers, H. 1892. Vertebrate Cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the Vertebrate ear with a consideration of its functions. Journ. of Morphology Vol. VI, № 1.

Howard Ayers and C. M. Jakson, 1901. Morphology of the Myxinoidei. I Skeleton and Musculature. Journ. of Morphology, Vol. XVII, № 2.

Бѣлоголовый, Ю. А. 1911. Сегментальное положеніе границы черепа у Sauropsida etc. Москва.

Belogolowy, G. 1912. Studien zur Morphologie des Nervensystems der Wirbeltiere, I u II. Bull de la Soc. Imp. d. Nat. de Moscou.

Braus, H. 1906. Ueber den embryonalen Kiemenapparat von Heptanchus Anat. Anz., 29.

Mac Bride, 1910. The formation of the layers in Amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenetics processes in other Vertebrates. Quart. Journ. Microsc. Sc., V. 54.

Воскобойниковъ, М. М. 1909. Развитіе висцеральнаго скелета костистыхъ рыбъ. Зап. Кіевск. Общ. Естествоисп., т. XXI.

— 1914. Очерки по бранхіомеріи позвоночныхъ. I. Ученіе о висцеральныхъ дугахъ въ современной морфологіи. II. Pharyngobranchialia. Ibidem. T. XXIV.

— 1914. Очерки по бранхіомеріи позвоночныхъ. III. Pharyngohyale и Hyomandibulare. Ibidem. T. XXIV.

Cori, C. S. 1906. Das blutgefässystem des jungen Ammocoetes. Arb. d. Zool. Institute zu Wien, T. 6.

Cuvier, G. et Valenciennes. 1828—48. Histoire naturelle des Poissons. Vol. XXII.

Dendy, A. 1907. On the parietal sense organs and associated structures in the New Zealand Lamprey (Geotria Australis). Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. L1.

Dohrn, A. 1875. Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Functionwechsels. Leipzig.

— 1884. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwickelung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitt. aus der Zoolog. Stat. zu Neapel. V.

— 1884. Studien etc. V. Zur Entstehung und Differenzierung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri. Ibidem, V.
— 1887. Studien etc. XII. Thyroidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Ibidem, VII.
— 1890. Studien etc. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Ibidem, IX.
— 1904. Studien etc. 23. Die Mandibularhöhle der Selachier. 24. Die Prämandibularhöhle. Ibid., Bd. 17.

Felix und Bühler. 1906. Die Entwickelung der Harn und Geschlechtsorgane. Handb. d. vergl. und exper. Entwickelungslehre d. Wirb. v. O. Hertwig. III.

Fürbringer, P. 1875. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletts der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift, Bd. IX, N. F. II.

Fürbringer, M. 1896. Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen Spinalen Muskeln bei Selachiern. Jen. Zeitschr., Bd. 30.
— 1897. Ueber die Spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocepalen und ihre Vergleichende Morphologie. Festschr. f. Carl Gegenbaur.
— 1900. Zur Systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Morphol. Jahrb., XXVIII.

Fürbringer, K. 1903. Beiträge zur Kenntniss des Visceralskeletts des Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. XXXI.

Gegenbaur, C. 1872. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. H. 3 Das Kopfskelett der Selachier. Leipzig.

Götte, A. 1901. Ueber die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 61.
— 1914. Die Entwickelung der Kopfnerven bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Microsk. Anat., Bd. 85.

Goodrich, E. S. 1909. Vertebrata Craniata (1. Fase. Cyclostomes and Fisches) A treatize of Zoology, ed. by sir Ray Lancaster.

Häckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.

Howes, G. B. 1892. On the Affinities, Interrelationschips and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc. Liverpool, Vol. VI.

Huxley, Th. H. 1859 On the theory of the Vertebrate Skull. Croonian lecture (1858). Proc. Royal Society.
— 1864. Lectures on the elements of Comparative anatomy. London.
— 1876. On the nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon Jour. of Anat. and Physiol., Vol. X.

Johnston, J. B. 1902. The brain of Petromyzon. Journ. Comp. Neur., Vol. 12.
— 1905. The Morphology of the Vertebrate Head. etc. Jour. Comp. Neur., Vol. 15.
— 1908. The nervous System of Vertebrates. London.
— 1911. The telencephalon of Selachians. Journ. Comp. Neur., Vol. 21.
— 1912. The telencephalon of Cyclostomes. Jour. Comp. Neur., Vol. 22.

Killian, G. 1891. Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhdl. d. Anat. gesellschaft etc.

Кольцовъ, Н. 1901. Развитіе головы миноги. Уч. зап. Моск. Унив., вып. XVI.

Кривецкій, А. 1917. Къ вопросу о морфологіи элементовъ гіоидной дуги селахій. Русск. Зоолог. журналъ, II, 1—2.

Krause, R. 1906. Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans. Handbuch der Vergl. und exper. Entw. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig.

v. Kupffer, C. 1894—1900. Studien zur vergleichenden Entwiekelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. München und Leipzig.

— 1905. Die Entwickelung der Kopfnerven von Petromyzon Planeri.

Lönnberg, E. 1905. Pisces (1901—1906) in H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tier—Reichs, VI.

Luther, A. 1909. Beiträge zur Kenntniss von Muskulatur und Skelett des Kopfes des Haies Stegostoma Tigrinum Gm. und der Holocephalen. Acta Soc. Sc. Fennicae, XXXVII.

Матвѣевъ, Б. 1915. Къ вопросу о метамеріи головы селахій. Тр. Сравн. Анат. Институ. Моск. Университета, IX.

Maurer, F. 1894. Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. XXI.

— 1904. Die Entwickelung des Muskelsystems etc. Handbuch. d. vergl. u. exper. Entw. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig.

Moroff, Th. 1902. Über die Entwickelung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. f. Micr. Anat. und. Entw. gesch., Bd. LX.

— 1904. Über die Entwickelung der Kiemen bei Fischen. Arch. f. Micr. Anat., Bd. XLVI.

Mozejko, B. 1912. Ist das Cyclostomenauge primitiv oder degeneriert. Anat. Anz., Bd. 42.

Müller, I. 1833—1845. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin.

Neal, H. V. 1897. The development of the Hypoglossus Musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz., Bd. 13.

Neumayer, L. 1898. Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von Petromyzon Planeri und Myxine glutinosa. Münch. Med. Abh. 74 H.

Новиковъ, М. М. 1910. Изслѣдованія о теменномъ глазѣ ящерицъ. Москва.

Parker, W. K. 1878. On the structure and development of the scull in Sharks and Skates. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. X.

— 1883. On the skeleton of Marsipobranch fisches P. 1. The Myxinoids (Myxine and Bdellostoma). P. II. Petromyzon. Philos. Transact of the Royal Society. P. II.

Platt, Julia. 1891. Further contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Anat. Anz., VI.

— 1897. The development of the Cartilaginous skull and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrb., XXV.

Pollard, H. B. 1894. The cirrhostomial origin of the head of Vertebrates. Anat. Anz., Bd. IX.

— 1895. The Oral cirri of Siluroids etc. Zoolog. Jahrb., Bd. VIII, Abt. f. Morph.

Price, G. C. 1897. Development of the excretory organs of a Myxinoid Zool. Jahrb. Anat.. Abt., Bd. X.

Schalk, A. 1913. Die Entwickelung des Cranial und Visceralskeletts von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Microsc. Anat., Bd. 83.

Schauinsland, H. 1906. Die Entwickelung der Wirbelsaüle nebst Rippen und Brustbein. Handbuch d.Vergl. und exper. Entwick. v. O. Hertwig.

Schaffer, I. 1896. Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen Zeitschr. f. Wiss. Zool., LXI.

Schneider, A. 1879. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Virbeltiere. Berlin.

Sewertzoff, A. N. 1895. Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Wertebraten etc. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou.

— 1897. Beitrag zur Enwickelungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz., Bd. XIII.

— 1898. Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des electrischen Rochen. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, № 283.

— 1899. Die Entwickelung des Selachier Schädels. Festschr. etc. v. Karl von Kupffer.

— 1908. Studien über die Entwickelung der Muskeln, Nerven und des Skelettes der Extremitäten der niederen Tetrapoda. Bull. Soc. Imp. des Natur. de Moscou.

— 1911. Die Kiemenbogennerven der Fische. Anat. Anz., Bd. XXXVIII.

Сѣверцовъ, А. Н. 1912. Этюды по теоріи эволюціи. Индивидуальное развитіе и эволюція. Кіевъ.

Sewertzoff, A. N. 1913. Das Visceralskelett der Cyclostomen. Anat. Anz., Bd. 45.

Сѣверцовъ, А. Н. 1916. Изслѣдованія объ эволюціи низшихъ позвоночныхъ. I Морфологія скелета и мускулатуры головы циклостомъ. Русс. Арх. Анат., Гист. и Эмбр. Т. I.

Stendell, W. 1914. Betrachtungen über die Philogenesis der Hypophysis cerebri nebst Bemerkungen uberden Neuroporus der Chordonier. Anat. Anz., Bd. 45.

Sterzi, 1909. Il sistemo nervoso centrale dei Vertebrati. X, Vol. 1. Cyclostomi. Padova.

Stockard, C. R 1905—1906. The Development of the Mouth and Gills in Bdellostoma stouti. Amer. Journ., Vol. V.

Studnička, F. K. 1905. Die Parietalorgane. Lehrb. der vergleich. micros. Anat. d. Wirbeltiere von Oppel, Suppl. Bd.

1912. Die Entwickelung und die Bedeutung der Seitenaugen von Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 41.

— 1912. Die Otoconien, Otolithen und Cupulae terminales im Gehörorgan von Ammocoetes und Petromyzon. Anat. Anz., Bd. 42.

BOSTON ★ DEC 29 1962 ★ MEDICAL LIBRARY

Tiesing, B. 1896. Ein Beitrag zur Kenntniss der Augen-,Kiefer-und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jen. Zeitschr. f. Natur., Bd. 30.

Третьяковъ, Д. К. 1915. Органы чувствъ рѣчной миноги. Записки физ. мат. фак. Новоросс. Универс.

Vetter, B. 1874—75. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr., Bd. VIII und XII.

Van Wijhe, J. M. 1882. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. d. Academ. d. Wiss. zu Amsterdam.

White, P. J. 1895. The existence of skeletal elements between the mandibular and Hyoid arches in Hexanchus and Laemargus. Anat. Anz., Bd. IX.

Woodland, W. N. F. 1913. On the Supposed Gnathostomen Ancestry of the Marsipobranchii with a brief description of some Features of the gross Anatomy of the genera Geotria and Mordacia. Anat. Anz., Bd. 45.

Шмальгаузенъ, И. И. 1913. Непарные плавники рыбъ и ихъ филогенетическое значеніе. Записки Кіев. Общ. Естествоисп.

— 1915. Развитіе конечностей амфибій и ихъ значеніе въ вопросѣ о происхожденіи конечностей наземныхъ позвоночныхъ. Москва Зап. Моск. Универ., О. Естественноист. В. XXXVII.

Новыя данныя о строеніи нѣкоторыхъ чувствительныхъ нервныхъ аппаратовъ.

А. С. Догеля,

Профессора Петроградскаго Университета.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ.

(Продолженіе [1]).

Табл. XXV — XXVIII и 3 рис. въ текстѣ.

Б. Нервные аппараты, извѣстные подъ названіемъ тѣлецъ Меркеля и Грандри.

Въ кожицѣ клюва и въ языкѣ у плавающихъ птицъ, какъ указывалось мною раньше, кромѣ тѣлецъ Гербста, найдены и описаны Грандри еще особенные нервные аппараты, получившіе названіе тѣлецъ Грандри. Впослѣдствіи подобные же аппараты удалось найти въ слизистой оболочкѣ полости рта и въ языкѣ и у различнаго рода другихъ птицъ.

Большинствомъ изслѣдователей [Меркель (20, 21), Кэй и Ретціусъ (17), Ранвье (23), Л. Шимоновичъ (27) и др.] принято различать: 1) простыя тѣльца Грандри, составленныя изъ одной только Меркелевской, или осязательной, клѣтки, и 2) сложныя тѣльца, построенныя изъ двухъ или нѣсколькихъ такихъ клѣтокъ.

Ботезатъ (1) въ одной изъ своихъ работъ различаетъ въ слизистой оболочкѣ полости рта птицъ двѣ группы осязательныхъ тѣлецъ: а именно, неинкапсулиро-

[1]) „Русскій Архивъ Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи". Томъ I. выпускъ 1. 1916.

ванныя и инкапсулированныя тѣльца. Первыя, по его наблюденіямъ, въ свою очередь, могутъ быть одно- дву- и многоклѣточными, а вторыя — дву- или многоклѣточными, при чемъ къ этой группѣ относятся тѣльца Грандри и Гербста.

На основаніи полученныхъ мною данныхъ, я могу сказать, что въ кожицѣ клюва и въ слизистой оболочкѣ языка птицъ Меркелевскія клѣтки располагаются: а) свободно, въ видѣ отдѣльныхъ клѣтокъ, которыя то лежатъ рядами и образуютъ клѣточные тяжи, или балки, то группами, или же б) онѣ тѣсно прилегаютъ другъ къ другу и, окружаясь особой оболочкой, образуютъ, такъ называемыя, тѣльца Грандри. Послѣднія, въ свою очередь, могутъ состоять изъ нѣсколькихъ (отъ 2 до 5—6) клѣтокъ и въ такомъ случаѣ представляютъ собою простыя, или типичныя, тѣльца Грандри, или въ построеніи ихъ участвуетъ много клѣтокъ, тогда получаются сложныя тѣльца Грандри.

Здѣсь я считаю нужнымъ отмѣтить, что, такъ называемыя, „осязательныя клѣтки“ въ дальнѣйшемъ изложеніи я буду называть „Меркелевскими клѣтками“, ибо до сихъ поръ не имѣется еще никакихъ данныхъ, которыя указывали бы на участіе ихъ въ воспріятіи чувства осязанія.

а) Тонкое строеніе Меркелевскихъ клѣтокъ какъ свободныхъ, такъ и окруженныхъ особой оболочкой.

(Рис. 1, 2, 3, 4 . . . 16, 26, 38, 39, 40, 41 и 44).

Свободныя Меркелевскія клѣтки обыкновенно помѣщаются во всей толщѣ corii и разбросаны между другими имѣющимися здѣсь нервными аппаратами, но все-таки лежатъ, преимущественно, вблизи эпителіальнаго покрова кожицы или почти непосредственно подъ нимъ. Шимоновичъ указываетъ, что описываемыя клѣтки попадаются довольно рѣдко, въ дѣйствительности же, онѣ принадлежатъ къ числу столь же часто встрѣчающихся нервныхъ аппаратовъ кожицы, какъ и тѣльца Грандри. Въ большинствѣ случаевъ, въ участкахъ кожицы, бога-

тыхъ свободными Меркелевскими клѣтками и тѣльцами Грандри, наблюдается сравнительно ограниченное количество инкапсулированныхъ тѣлецъ Гербста.

Меркелевскія свободныя клѣтки представляются въ видѣ болѣе или менѣе шаровидной, овальной и яйцевидной формы элементовъ, слегка сплющенныхъ и, въ общемъ, небольшихъ размѣровъ (рис. 1, 2, 26, 38, 39, 40, 41). Но тѣмъ не менѣе и между ними не трудно найти клѣтки, величина которыхъ мало чѣмъ разнится отъ величины клѣтокъ, входящихъ въ составъ мелкихъ простыхъ тѣлецъ Грандри. Что касается положенія отдѣльныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ по отношенію къ поверхности эпителія кожицы, то оно бываетъ весьма различнымъ: элементы яйцевидной и овальной формы могутъ быть поставлены длиннымъ своимъ діаметромъ параллельно, косо, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ даже подъ прямымъ угломъ къ слою эпителія; клѣтки круглыя и болѣе или менѣе сплющенныя располагаются такъ, что край или одна ихъ поверхность обращены къ эпителію.

Замѣчательно, между прочимъ, что весьма нерѣдко описываемыя клѣтки прилегаютъ въ одномъ какомъ либо мѣстѣ или въ нѣсколькихъ мѣстахъ къ тому или другому простому тѣльцу Грандри, но тѣмъ не менѣе не стоятъ въ связи съ клѣтками послѣдняго и удерживаютъ присущую имъ форму. На разрѣзахъ, перпендикулярныхъ или параллельныхъ поверхности кожицы, въ особенности на первыхъ, иногда можно видѣть, что Меркелевскія клѣтки располагаются небольшими группами, по 3—4 вмѣстѣ, и несмотря на это онѣ все-таки сохраняютъ, такъ сказать, свою характерную особенность, т. е. лежатъ свободно, отдѣльно другъ отъ друга, не окружаются одной общей оболочкой и не образуютъ тѣльца Грандри.

Далѣе, на тѣхъ же препаратахъ можно найти Меркелевскія клѣтки, расположенныя своеобразнымъ способомъ: онѣ примыкаютъ своими концами или одной изъ сторонъ другъ къ другу и составляютъ отдѣльныя клѣточныя цѣпи, или балки (рис. 1 и 2). Въ образованіи каждой такой балки чаще всего участвуетъ только одинъ рядъ клѣтокъ, или же въ какомъ либо мѣстѣ данной балки къ одной изъ ея

клѣтокъ сбоку прилегаютъ еще одна, двѣ Меркелевскихъ клѣтки.

Количество клѣтокъ, образующихъ одну цѣпочку, колеблется, насколько я могу судить, отъ 3-хъ до 6—7-ми, при чемъ иногда та или иная изъ нихъ отдѣляется отъ сосѣдней клѣтки небольшимъ промежуткомъ. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ, къ одной клѣточной балкѣ, въ какомъ либо ея мѣстѣ, примыкаетъ другая, болѣе короткая балка, составленная изъ 2—3-хъ клѣтокъ, или же, гораздо чаще, одна, двѣ балки прилегаютъ къ простому тѣльцу Грандри. Бываютъ и такіе случаи, когда 2—3 простыхъ тѣльца Грандри, расположенныхъ на различномъ, большемъ или меньшемъ разстояніи другъ отъ друга, какъ бы связываются между собою при помощи нѣсколькихъ разной длины клѣточныхъ балокъ. Послѣднія обычно тянутся болѣе или менѣе параллельно поверхности кожицы, на небольшомъ разстояніи отъ покрывающаго ее эпителія, и нерѣдко, встрѣчаясь съ другими подобными же группами свободныхъ клѣтокъ, или же, какъ только что упоминалось, съ тѣльцами Грандри, примыкаютъ къ нимъ. Но рядомъ съ описанными попадаются и такія клѣточныя балки, которыя идутъ въ косомъ направленіи, иногда даже отвѣсно къ поверхности кожицы, при чемъ одинъ конецъ ихъ почти соприкасается съ эпителіемъ, отдѣляясь отъ него едва замѣтной прослойкой соединительной ткани. Особенно часто это наблюдается по отношенію къ короткимъ балкамъ. Всѣ балки, а равно и составляющія ихъ клѣтки не окружены особой оболочкой, и между отдѣльными Меркелевскими клѣтками, какъ будетъ указано ниже, имѣются лишь вѣтвящіеся отростки фибробластовъ.

Что касается простыхъ, или типичныхъ, тѣлецъ Грандри, то относительно ихъ формы мало можно прибавить къ тому, что намъ уже извѣстно о ней изъ работъ Грандри, Ранвье, Кэя и Ретціуса, Шимоновича, моихъ, Ботезата и другихъ изслѣдователей. Большею частью, они имѣютъ форму грушевидную, шарообразную или болѣе или менѣе вытянутаго въ длину овала, при чемъ въ составъ ихъ входятъ чаще

всего 2—3, рѣже большее количество (4—6) Меркелевскихъ клѣтокъ, которыя, какъ извѣстно, лежатъ другъ надъ другомъ (рис. 1, 2, 3, 4, 9, 10, 12, 13).

Въ зависимости отъ того, составлено ли тѣльце изъ двухъ или нѣсколькихъ клѣтокъ, понятно, мѣняется и форма послѣднихъ. Въ первомъ случаѣ клѣтки имѣютъ форму то круглыхъ, то овальныхъ булочекъ, т. е. сегментовъ шара, при чемъ обращенныя другъ къ другу поверхности клѣтокъ слегка вогнуты. Во второмъ случаѣ только что указанную форму сохраняютъ лишь клѣтки, находящіяся у полюсовъ тѣльца, клѣтки же, лежащія между ними, принимаютъ форму болѣе или менѣе толстыхъ дисковъ, средняя часть которыхъ представляется съ обѣихъ сторонъ едва замѣтно вогнутой. Вслѣдствіе только что сказаннаго, Меркелевскія клѣтки, располагаясь другъ надъ другомъ, непосредственно соприкасаются своими поверхностями лишь на мѣстахъ периферическаго болѣе толстаго пояса тѣла каждой клѣтки, а между обращенными другъ къ другу вогнутыми средними частями клѣтокъ должно образоваться узкое пространство. На сагитальныхъ разрѣзахъ оно имѣетъ видъ узкой, иногда чуть чуть вздутой въ средней своей части щели, или же нерѣдко является въ формѣ довольно толстаго веретена (рис. 3, 4, 9, 10, 12, 13).

Все это пространство, согласно имѣющимся наблюденіямъ, занимаетъ нервное окончаніе, извѣстное подъ названіемъ осязательнаго диска, или мениска. Нѣкоторые изслѣдователи [Ванъ-де-Вельде (29), стр. 232] указываютъ на то, что описываемое пространство, а, слѣдовательно, и самый дискъ, имѣетъ форму двояковыпуклой линзы. На самомъ дѣлѣ, насколько я могу судить, нѣтъ достаточныхъ основаній дѣлать строгое различіе между пространствомъ, ограниченнымъ слегка вогнутыми, обращенными другъ къ другу поверхностями Меркелевскихъ клѣтокъ, и весьма узкимъ промежуткомъ, который остается между соприкасающимися периферическими поясами тѣхъ же клѣтокъ и непосредственно переходитъ въ названное выше пространство. Послѣднее является лишь продолженіемъ этого промежутка, и оба они вмѣстѣ составляютъ одинъ межклѣточный промежутокъ, одно межклѣточное

пространство. Средняя часть этого пространства, какъ это видно въ особенности въ крупныхъ тѣльцахъ, составленныхъ изъ 4—6 клѣтокъ, имѣетъ, въ большинствѣ случаевъ, форму не двояковыпуклаго, а плоскаго диска; лишь иногда онъ представляется слегка утолщеннымъ въ центральной своей части. Такую же форму, понятно, получаетъ и, такъ называемый, осязательный дискъ, который, о чемъ будетъ сказано ниже, болѣе подробно, далеко не всегда занимаетъ только среднюю часть межклѣточнаго пространства. Поэтому Шимоновичъ (27, стр. 341) болѣе правъ, говоря, что осязательный дискъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ и средняя часть самаго пространства, въ поперечномъ разрѣзѣ представляется въ формѣ тонкаго веретена. Правда, означенная часть межклѣточнаго пространства на сагитальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ нерѣдко получаетъ видъ довольно толстаго веретена, но это обыкновенно происходитъ отъ съеживанія Меркелевскихъ клѣтокъ, вслѣдствіе не вполнѣ удачной фиксаціи ихъ (рис. 3, 4, 9, 10).

Меркелевскія клѣтки въ простыхъ тѣльцахъ Грандри не всегда располагаются правильно другъ надъ другомъ: иногда попадаются и такія тѣльца, въ которыхъ, какъ это указываетъ и Шимоновичъ, одна или двѣ клѣтки лежатъ не въ одной оси съ другими (рис. 4). Бываютъ случаи, когда краевая часть какой-либо клѣтки лежитъ не на одномъ уровнѣ съ такою же частью другихъ клѣтокъ, вслѣдствіе чего мѣняется и форма самаго тѣльца.

Что касается размѣровъ описываемыхъ тѣлецъ, то, можно сказать, что между ними постоянно попадаются какъ крупныя, такъ и относительно мелкія формы, при чемъ, сообразно съ этимъ, въ составъ тѣлецъ входятъ большія или маленькія клѣтки, величина которыхъ часто не превышаетъ величины самыхъ мелкихъ Меркелевскихъ клѣтокъ, помѣщающихся свободно въ ткани кожицы. Но, вообще, нужно отмѣтить, что въ тѣльцахъ, составленныхъ изъ нѣсколькихъ клѣтокъ, часто одна или обѣ клѣтки, занимающія полюсы тѣльца, бываютъ меньше остальныхъ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ даже въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ одна клѣтка представляется нѣсколько меньше другой.

Насколько мнѣ удалось замѣтить, простыя тѣльца Грандри располагаются на различномъ, большемъ или меньшемъ, разстояніи другъ отъ друга. Но весьма нерѣдко возлѣ одного тѣльца или надъ нимъ помѣщаются одно или два другихъ тѣльца и тѣсно соприкасаются между собою, при чемъ размѣры такихъ тѣлецъ могутъ быть различны. Кромѣ того, какъ мы видѣли выше, къ одному какому-либо тѣльцу съ боковъ или сверху часто прилегаютъ одна, или нѣсколько свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ или даже цѣлыя клѣточныя балки.

Что касается сложныхъ формъ тѣлецъ Грандри, то онѣ попадаются очень рѣдко и представляютъ собою образованія довольно большой величины, круглой или овальной формы, въ которыхъ можно видѣть много такой же формы ядеръ. Судить о формѣ клѣтокъ этихъ тѣлецъ довольно трудно, такъ какъ границы ихъ обыкновенно выступаютъ неясно; можно только сказать, что тѣльца построены изъ многихъ мелкихъ Меркелевскихъ клѣтокъ, расположенныхъ неправильно другъ надъ другомъ.

Строеніе оболочки тѣлецъ Грандри и Меркелевскихъ клѣтокъ (рис. 1, 2, 3, 4, 5 . . . 13, 14, 15, 16 и 44). Несмотря на то, что тонкое строеніе тѣлецъ Грандри (13) изучено подробно цѣлымъ рядомъ изслѣдователей [Меркель (20, 21), Кэй и Ретціусъ (17), Гессе (15), Ицквіердо (16), Гебергъ (12), Сфамени (26), Ботезатъ (1,2) и др.], въ особенности же Ранвье (23), Шимоновичемъ (27), мною (5, 8, 9) и моей ученицей Новикъ (22), все-таки нѣкоторыя детали, касающіяся оболочки означенныхъ тѣлецъ и структуры самыхъ Меркелевскихъ клѣтокъ, по моему мнѣнію, еще далеко недостаточно выяснены.

До сихъ поръ, насколько мнѣ извѣстно, большинство изслѣдователей (Ранвье, Шимоновичъ, Ванъ-де-Вельде и др.) указываютъ на то, что какъ свободныя Меркелевскія клѣтки, такъ и группы ихъ окружены тонкой соединительнотканной сумкой (оболочкой), которая въ типичныхъ тѣльцахъ Грандри отдѣлена отъ клѣтокъ слоемъ эндотелія (Ранвье, Шимоновичъ). Между пучками соединительнотканныхъ фибриллъ сумки помѣща-

ются плоскія соединительнотканныя клѣтки, при чемъ сама сумка, на протяженіи 1/6 діаметра Меркелевской клѣтки, проникаетъ даже между отдѣльными клѣтками и образуетъ кольцевидную діафрагму (Ранвье). Ботезатъ въ одной изъ своихъ статей (1), наоборотъ, говоритъ, что всѣ Меркелевскія тѣльца не имѣютъ никакой соединительнотканной оболочки.

Клѣтки фибробласты, какъ уже указывалось выше при описаніи оболочки тѣлецъ первой группы, часто окрашиваются очень хорошо по способамъ Гольджи и Унна, вслѣдствіе чего получается возможность рѣшить вопросъ, имѣютъ ли свободныя Меркелевскія клѣтки и тѣльца Грандри оболочку, или же она отсутствуетъ. Оказывается, что свободныя Меркелевскія клѣтки, группы ихъ, а равно образуемыя ими балки окружаются только плоскими соединительнотканными клѣтками, фибробластами, съ круглой, овальной, яйцевидной, иногда подковообразной формы ядрами довольно большой величины (рис. 1, 2). Сильно вѣтвящіеся отростки этихъ клѣтокъ, перекрещиваясь и соединяясь между собою, оплетаютъ какъ отдѣльно лежащія, свободныя клѣтки Меркеля, такъ равно клѣточныя группы и балки. Въ послѣднихъ фибробласты располагаются не только снаружи, но нѣкоторые изъ нихъ проникаютъ и между отдѣльными Меркелевскими клѣтками.

Въ простыхъ, или типичныхъ, тѣльцахъ Грандри и въ сложныхъ формахъ ихъ обособленной соединительнотканной оболочки, а тѣмъ болѣе эндотеліальныхъ клѣтокъ—нѣтъ; вокругъ нихъ помѣщаются лишь концентрически два, три ряда фибробластовъ (рис. 3, 4, 5, 8, 10, 11, 15, 44). Нерѣдко ядро содержащая часть тѣла той или другой клѣтки самаго внутренняго ряда довольно глубоко внѣдряется въ тѣло какой-нибудь Меркелевской клѣтки, образуя въ означенномъ мѣстѣ большую или меньшую выемку. Ядра такихъ смѣщенныхъ клѣтокъ представляются лежащими какъ бы внутри периферическаго пояса Меркелевской клѣтки.

Вѣтвящіеся отростки описываемыхъ клѣтокъ оплетаютъ снаружи какъ свободныя Меркелевскія клѣтки, такъ и простыя тѣльца Грандри и образуютъ вокругъ

нихъ клѣточную капсулу, которая вступаетъ въ тѣсную связь съ самими Меркелевскими клѣтками (см. ниже). Въ тѣхъ случаяхъ, когда къ тому или другому тѣльцу прилегаютъ свободныя Меркелевскія клѣтки или образованныя ими балки, обыкновенно на нихъ непосредственно продолжается и окружающая данное тѣльце клѣточная капсула.

Далѣе, во всѣхъ описываемыхъ клѣткахъ отлично выступаютъ ретикулярные аппараты (рис. 1, 3, 4, 12, 13, 44). Каждый аппаратъ состоитъ изъ тонкихъ, извитыхъ и связанныхъ между собою ниточекъ, которыми образуется маленькій, круглой или овальной формы клубочекъ. Обычно аппараты эти лежатъ у одного изъ полюсовъ клѣточнаго ядра или часто помѣщаются сбоку его. Въ простыхъ тѣльцахъ Грандри не трудно видѣть, что въ большинствѣ клѣтокъ самаго внутренняго ряда ретикулярные аппараты находятся съ той стороны ядра каждой клѣтки, которой оно обращено къ тѣльцу, вслѣдствіе чего на тангенціальныхъ разрѣзахъ послѣднее представляется окруженнымъ какъ бы вѣнчикомъ изъ ретикулярныхъ аппаратовъ (рис. 44).

Наконецъ, говоря о ретикулярномъ аппаратѣ, нужно добавить, что одновременно съ нимъ въ описываемыхъ клѣткахъ отчетливо выступаютъ хондріозомы (рис. 1, 2). Послѣднія лежатъ какъ въ тѣлѣ, такъ и въ отросткахъ клѣтокъ, при чемъ иногда онѣ скопляются въ значительно большемъ количествѣ у одного изъ полюсовъ или сбоку клѣточнаго ядра. Въ подобномъ случаѣ ретикулярнаго аппарата въ клѣткахъ не видно, а мѣсто его занимаетъ скопленіе хондріозомъ. Здѣсь считаю не лишнимъ добавить, что при удачной обработкѣ препаратовъ по Унна въ описываемыхъ клѣткахъ часто ясно замѣтны фибриллярная структура ихъ и помѣщающіяся на или даже въ самыхъ фибриллахъ мелкія зернышки и палочки, которыя ничѣмъ не отличаются отъ хондріозомъ (рис. 6).

Что касается тонкаго строенія Меркелевскихъ клѣтокъ (рис. 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16), то, на основаніи обстоятельныхъ изслѣдованій Ранвье (23), затѣмъ Шимоновича (27) и отчасти Новикъ (22),

намъ извѣстно, что въ составъ ихъ тѣла входятъ фибриллы и межфибриллярное вещество. Въ периферическомъ поясѣ каждой клѣтки и въ центральной ея части фибриллы идутъ различно.

На сагитальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ видно, что средняя болѣе темная часть каждой клѣтки построена изъ довольно толстыхъ нитей, изогнутыхъ дугообразно такъ, что выпуклая часть ихъ обращена къ клѣточному ядру. Съ каждой стороны послѣдняго имѣется отъ 4 до 8 нитей (Шимоновичъ), при чемъ, смотря по тому, лежитъ ли ядро близко къ ровной или къ вогнутой поверхности клѣтки, или же посрединѣ послѣдней, двѣ изъ такихъ нитей (по одной съ каждой стороны) то соприкасаются одна съ другой, то, наоборотъ, ихъ раздѣляетъ ядро. Въ первомъ случаѣ обѣ системы нитей даютъ фигуру песочныхъ часовъ, или снопа, надъ и подъ суженной частью которыхъ получается треугольный промежутокъ. Одинъ изъ этихъ промежутковъ, верхній или нижній, занимаетъ обычно клѣточное ядро. Описываемыя нити, согласно Шимоновичу, представляются варикозными и отдаютъ отъ себя тонкія фибриллы, соединяющія сосѣднія нити между собою.

Что касается обѣихъ боковыхъ частей клѣтки, то онѣ свѣтлѣе средней и составлены изъ значительно болѣе тонкихъ нитей, которыя идутъ параболически, соединяются другъ съ другомъ многочисленными очень тонкими фибриллами и, въ общемъ, производятъ впечатлѣніе сѣти.

На тангенціальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ Грандри Меркелевскія клѣтки даютъ иную картину: въ нихъ рѣзко различаются периферическій свѣтлый поясъ и центральная болѣе темная часть. Первый построенъ изъ очень тонкихъ идущихъ отъ центра къ периферіи ниточекъ, анастомозирующихъ другъ съ другомъ помощью тонкихъ фибриллъ. Вторая часть состоитъ изъ концентрическихъ круговъ, въ количествѣ отъ 4 до 8 и большемъ, въ составъ которыхъ входятъ многочисленныя зернышки. Послѣднія, если разрѣзъ прошелъ черезъ средину клѣтки, кажутся поставленными одно возлѣ другого, если же разрѣзъ прошелъ ближе къ верхней или нижней поверхности клѣточнаго тѣла, то въ такомъ случаѣ зернышки пред-

ставляются разставленными далеко другъ отъ друга и уже не даютъ впечатлѣнія концентрическихъ круговъ.

Сопоставляя картины, получаемыя на сагитальныхъ и тангенціальныхъ разрѣзахъ клѣтокъ, изслѣдователи пришли къ заключенію, что нити въ Меркелевскихъ клѣткахъ идутъ дугообразно отъ верхней поверхности къ нижней, и въ средней части клѣточнаго тѣла, располагаясь тѣсно другъ возлѣ друга, даютъ впечатлѣніе замкнутаго кольца. Только что приведенныя данныя относительно структуры Меркелевскихъ клѣтокъ, добытыя, главнымъ образомъ, Шимоновичемъ, дополняютъ наблюденія Новикъ; послѣднія указываютъ, что отдѣльныя фибриллы и, повидимому, пучки ихъ переходятъ изъ одной клѣтки въ сосѣднія, образуя, такъ называемые, межклѣточные мостики. Они идутъ отъ периферическаго пояса одной клѣтки къ такому же другой, а, слѣдовательно, отсутствуютъ, какъ полагаетъ Новикъ, въ той части межклѣточной щели, которая занята осязательнымъ дискомъ, и связываютъ лишь периферическіе пояса клѣтокъ другъ съ другомъ.

Вотъ, въ краткихъ чертахъ, все, что намъ, пока, извѣстно о тонкомъ строеніи какъ свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ, такъ и тѣхъ, которыя входятъ въ составъ тѣлецъ Грандри. Мои изслѣдованія даютъ возможность, насколько я могу судить, внести нѣкоторыя небезынтересныя детали, касающіяся структуры описываемыхъ клѣтокъ.

Обыкновенно на тангенціальныхъ срѣзахъ кожицы клюва попадаются тѣльца, въ которыхъ разрѣзъ прошелъ то черезъ межклѣточную щель, то черезъ среднюю, содержащую ядро часть той или другой клѣтки. Въ первомъ случаѣ отлично виденъ весь болѣе или менѣе широкій, въ зависимости отъ размѣровъ клѣтки, периферическій поясъ клѣточнаго тѣла въ формѣ круга или овала, часто съ лежащимъ посрединѣ его осязательнымъ дискомъ, и лишь неясно выступаетъ помѣщающаяся нѣсколько глубже средняя часть клѣтки съ ядромъ. Во второмъ случаѣ отчетливо замѣтны обѣ части клѣточнаго тѣла. Въ обоихъ случаяхъ, при разсматриваніи периферическаго пояса по-

мощью сильныхъ объективовъ (апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 8—12), прежде всего бросается въ глаза то, что въ составъ его входятъ болѣе или менѣе тонкія волокна. Они въ самой периферической своей части представляются утолщенными въ бо́льшей или меньшей степени, разставлены на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга и идутъ въ радіальномъ и косомъ направленіяхъ не отъ центра къ периферіи, а, наоборотъ, отъ периферіи къ средней части клѣточнаго тѣла (рис. 5, 6, 7).

Каждое почти волокно, при тщательномъ изслѣдованіи, оказывается составленнымъ изъ большаго или меньшаго числа тонкихъ нитей. Означенные пучки нитей отдаютъ на своемъ пути въ обѣ стороны боковыя ниточки и въ то же время, пройдя нѣкоторое разстояніе, сами расщепляются на нѣсколько болѣе тонкихъ пучковъ. Послѣдніе идутъ то радіально, то, дугообразно изгибаясь, расходятся въ противоположныя стороны, иногда перекрещиваются между собою и, въ свою очередь, подвергаются дѣленію, а затѣмъ уже окончательно утрачиваютъ характеръ пучковъ и распадаются на многочисленныя, болѣе или менѣе, толстыя ниточки. Въ промежуткахъ, остающихся между пучками, въ томъ же направленіи, какъ и эти послѣдніе, идутъ болѣе короткія нити, которыя на различномъ разстояніи отъ края клѣтки точно такъ же расщепляются на извѣстное количество тонкихъ ниточекъ (рис. 5, 6, 7).

Всѣ ниточки, отдѣляющіяся постепенно отъ пучковъ (начиная съ ихъ основанія, т. е. отъ края клѣтки) и возникшія путемъ дѣленія только что описанныхъ самостоятельныхъ нитей, а равно конечныя развѣтвленія пучковъ анастомозируютъ другъ съ другомъ и образуютъ во всемъ периферическомъ поясѣ каждой Меркелевской клѣтки довольно широкопетлистую сѣть (рис. 5, 7, 8).

Обыкновенно на тангенціальныхъ разрѣзахъ, которые прошли на уровнѣ межклѣточнаго пространства, многіе изъ означенныхъ выше пучковъ, а равно ихъ развѣтвленій являются, въ особенности вблизи мѣста окончательнаго ихъ распаденія на отдѣльныя ниточки, перерѣзанными въ поперечномъ и косомъ направленіяхъ. Въ подобныхъ

случаяхъ мы видимъ во внутренней части периферическаго пояса клѣтки многочисленныя зернышки, расположенныя то отдѣльно, то группами, въ составъ которыхъ входитъ отъ 2 до 8 зернышекъ (рис. 5). Это можетъ служить еще однимъ изъ доказательствъ, что описанные выше пучки, дѣйствительно, построены изъ нитей.

Мы уже указывали раньше, что развѣтвленія пучковъ и нитей, приближаясь къ внутренней части периферическаго пояса клѣтки, расходятся въ разныя стороны и въ то же время дугообразно изгибаются. Благодаря тому, что дугообразно изогнутыя развѣтвленія того или иного пучка или нити сходятся съ таковыми же другихъ сосѣднихъ пучковъ и нитей и затѣмъ, соединяясь между собою, составляютъ сѣть, весь периферическій поясъ клѣточнаго тѣла получаетъ своеобразный видъ. Онъ представляется исчерченнымъ радіально и косо идущими волокнами (пучками) и нитями, разставленными на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга и ограничивающими собою, въ особенности въ средней части пояса, болѣе свѣтлые промежутки (рис. 5, 7, 8). Послѣдніе заняты сѣтью, построенною изъ конечныхъ развѣтвленій только что упомянутыхъ пучковъ и нитей, при чемъ петли этой сѣти большею частью вытянуты въ радіальномъ направленіи и имѣютъ многоугольную форму. Со стороны средней части клѣтки, какъ разъ на границѣ между нею и периферическимъ поясомъ клѣточнаго тѣла, описываемые промежутки замкнуты нитями, изогнутыми дугообразно такъ, что вогнутыя ихъ части обращены къ периферіи, вслѣдствіе чего получается родъ какъ бы сводовъ (рис. 7, 8). Располагаясь другъ надъ другомъ въ нѣсколько этажей и соединяясь между собою боковыми нитями различной толщины, дугообразно изогнутыя нити, въ свою очередь, составляютъ сѣть, но петли ея вытянуты параллельно клѣточному краю.

Что касается строенія средней части клѣтки, то она составлена изъ сѣти нитей, которая является лишь продолженіемъ только что описанной сѣти. Петли ея сначала мелки и имѣютъ многоугольную форму; затѣмъ, по мѣрѣ приближенія къ ядру, характеръ ихъ мѣняется.

Прежде всего, онѣ, насколько я могъ замѣтить, становятся болѣе крупными и одновременно съ этимъ вытягиваются такъ, что длинная ось ихъ идетъ параллельно краю тѣла и ядра данной клѣтки (рис. 7, 8). Такимъ образомъ, вокругъ ядра получается отъ 5 до 7—8 концентрическихъ линій, которыя, въ дѣйствительности, представляютъ собою не что иное, какъ ряды нитей, связанныхъ между собою косо и поперечно идущими нитями.

Обычно, какъ по ходу концентрическихъ нитей, такъ и между ними замѣтны мелкія зернышки, которыя, мнѣ кажется, являются отчасти узловыми точками сѣти, отчасти поперечными разрѣзами нѣкоторыхъ изъ нитей этой послѣдней. Такимъ образомъ, въ средней части тѣла Меркелевской клѣтки, разрѣзанной тангенціально, можно различить какъ бы двѣ части: узкій периферическій поясъ и среднюю часть. Первый непосредственно слѣдуетъ за наружнымъ поясомъ всей клѣтки и состоитъ изъ сѣти съ относительно узкими петлями многоугольной формы, во второй петли шире и вытянуты параллельно краю ядра и тѣла клѣтки, чѣмъ и объясняется ея своеобразный видъ.

Совершенно иная картина получается на сагитальныхъ разрѣзахъ Меркелевскихъ клѣтокъ. Если разрѣзъ прошелъ черезъ ядерную часть клѣтки, то въ такомъ случаѣ въ послѣдней, какъ это уже было описано Ранвье, Шимоновичемъ и Новикъ, мы видимъ дважды перерѣзанный периферическій поясъ и среднюю часть клѣточнаго тѣла.

Въ разрѣзѣ периферическій поясъ имѣетъ форму овала или круга и построенъ изъ широкопетлистой сѣти нитей, между тѣмъ какъ средняя часть представляетъ собою, приблизительно, родъ цилиндра съ болѣе или менѣе сильно вогнутыми концами и нерѣдко съ утолщенной срединой, въ которой помѣщается ядро (рис. 9, 10, 12, 13); послѣднее то лежитъ въ самой срединѣ цилиндра, то ближе къ одному изъ его краевъ. Въ этомъ участкѣ клѣтки очень ясно выступаютъ довольно толстыя нити, изогнутыя такъ, что выпуклыя ихъ части обращены, съ каждой стороны, къ ядру, если оно занимаетъ какъ разъ средину клѣтки. Въ томъ случаѣ, когда ядро помѣщается

ближе къ одной изъ поверхностей клѣтки, самыя внутреннія нити каждой половины цилиндра являются изогнутыми гораздо сильнѣе и приближаются другъ къ другу, вслѣдствіе чего вся система нитей получаетъ своеобразную форму, которую Ранвье и Шимоновичъ весьма удачно сравниваютъ—первый со снопомъ, перетянутымъ въ срединѣ, второй—съ песочными часами.

Описываемыя нити располагаются, въ общемъ, на близкомъ разстояніи другъ отъ друга и слегка волнообразно извиваются, при чемъ отъ нихъ подъ различными углами отходятъ боковыя ниточки, которыми онѣ связываются между собою. Понятно, что въ томъ случаѣ, когда ядро отодвинуто къ верхней или нижней поверхности клѣтки, надъ и подъ суженной частью описанной выше фигуры, въ конусѣ должны образоваться промежутки, приблизительно, треугольной формы, изъ которыхъ одинъ занятъ ядромъ, а другой — протоплазмой и является въ видѣ болѣе свѣтлаго мѣста цилиндра.

Однако, тщательно просматривая сагитальные срѣзы при сильныхъ объективахъ, не трудно убѣдиться, что далеко не всѣ нити средней части клѣтки изгибаются дугообразно: нѣкоторыя изъ нихъ идутъ, слегка извиваясь, почти въ вертикальномъ и косомъ направленіяхъ и пересѣкаются съ дугообразными нитями (рис. 9). Въ томъ случаѣ, когда сагитальный разрѣзъ прошелъ только черезъ периферическій поясъ клѣтки или захватилъ и внѣшнюю часть средняго ея отдѣла, мы видимъ лишь болѣе или менѣе широкопетлистую сѣть нитей, характерныя же для средней части дугообразно изогнутыя нити отсутствуютъ (рис. 10).

Принимая во вниманіе все, только что изложенное относительно структуры Меркелевскихъ клѣтокъ, мы должны придти къ слѣдующему заключенію. Въ составъ Меркелевскихъ клѣтокъ входятъ нити, образующія сѣть, петли которой, въ периферической и центральной частяхъ каждой клѣтки имѣютъ характерную форму и расположеніе, а источникомъ ихъ происхожденія служатъ отдѣльныя болѣе толстыя волокна и нити, идущія

радіально и описанныя въ периферическомъ поясѣ клѣточнаго тѣла.

Теперь невольно рождается вопросъ, откуда же берутъ начало означенныя волокна и нити? Составляютъ ли онѣ дифференцированную часть плазмы Меркелевскихъ клѣтокъ, или же, быть можетъ, начинаются внѣ ихъ? Отвѣтъ на указанные вопросы, мнѣ кажется, даетъ тщательное изученіе, главнымъ образомъ, тангенціальныхъ разрѣзовъ клѣтокъ на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи, Унна, а равно разными смѣсями, содержащими осміевую кислоту, преимущественно смѣсью Мевеса, и по видоизмѣненному Колачевымъ способу Сьевалля. На подобныхъ препаратахъ, прежде всего, останавливаетъ вниманіе то обстоятельство, что какъ волокна (пучки нитей), такъ и отдѣльныя нити выходятъ за границы края Меркелевской клѣтки. Это особенно рѣзко выступаетъ въ тѣхъ случаяхъ, когда клѣтка мѣстами или по всему своему краю нѣсколько отдѣлилась отъ окружающей ее клѣточной оболочки (рис. 8, 9, 10). Мы видимъ тогда, что волокна и нити, достигнувъ внѣшняго края периферическаго пояса клѣтки, не обрываются въ этомъ мѣстѣ, а идутъ дальше въ косомъ или почти прямомъ направленіи, на этомъ пути иногда перекрещиваются между собою, слегка изгибаются и вилообразно дѣлятся, послѣ чего вступаютъ въ оболочку даннаго тѣльца. Здѣсь однѣ изъ нихъ можно прослѣдить вплоть до тѣла клѣтокъ, составляющихъ оболочку тѣльца, другія же волокна и нити перепутываются съ отростками этихъ клѣтокъ, третьи, наконецъ, то являются срѣзанными, то, какъ будто, выходятъ за предѣлы оболочки (рис. 5, 8). Подобныя волокна и нити обычно наблюдаются тогда, когда въ разрѣзъ попала содержащая ядро часть тѣхъ клѣтокъ оболочки, которыя уже непосредственно прилегаютъ къ Меркелевскимъ клѣткамъ. Но, если, какъ это часто бываетъ, на тангенціальномъ срѣзѣ видны два, три ряда клѣтокъ оболочки, то въ такихъ случаяхъ не трудно убѣдиться въ томъ, что и тѣ волокна и нити, которыя, какъ будто, перешли границы клѣточной оболочки, въ дѣйствительности, связаны съ тѣломъ или

отростками клѣтокъ второго или третьяго ряда, образующихъ оболочку даннаго тѣльца.

Проходящія черезъ искусственно образовавшуюся щель, отдѣляющую край Меркелевской клѣтки отъ оболочки, волокна и нити производятъ впечатлѣніе какъ бы межклѣточныхъ мостиковъ (рис. 8).

Только что описанное отношеніе волоконъ и нитей, наблюдаемыхъ въ периферическомъ поясѣ Меркелевскихъ клѣтокъ, къ клѣткамъ оболочки не менѣе ясно замѣтно и въ томъ случаѣ, когда оболочка вплотную прилегаетъ къ тѣльцамъ. Наконецъ, въ пользу того, что между означенными волокнами и нитями и клѣтками оболочки существуетъ непосредственная связь говорятъ препараты, обработанные по Гольджи. На нихъ при извѣстныхъ условіяхъ (продолжительномъ пребываніи препаратовъ въ растворѣ серебра) болѣе или менѣе сильно импрегнируются клѣтки фибробласты ткани кожицы клюва, въ томъ числѣ и клѣтки оболочки. Изслѣдуя на подобныхъ препаратахъ тангенціальные срѣзы Меркелевскихъ клѣтокъ, можно найти среди нихъ и такіе, на которыхъ клѣтки оболочки окрасились вмѣстѣ со своими отростками или нѣкоторыми изъ нихъ. Тогда легко видѣть, что отъ той части тѣла каждой такой клѣтки, которой она прилегаетъ къ краю Меркелевской клѣтки, отходятъ часто многочисленные отростки и прямо внѣдряются въ периферическій поясъ клѣточнаго тѣла (рис. 11). Въ немъ они идутъ, какъ было описано выше, частью косо, частью радіально, многократно дѣлятся, повидимому, анастомозируютъ съ развѣтвленіями отростковъ другихъ такихъ же сосѣднихъ клѣтокъ и могутъ быть прослѣжены вплоть до средней части Меркелевской клѣтки. Въ послѣдней они выступаютъ въ видѣ описанной выше сѣти нитей. Правда, означенные внутриклѣточные отростки не импрегнируются по способу Гольджи такъ интенсивно, какъ тѣ изъ нихъ, которые лежатъ внѣ клѣтокъ и, вообще, какъ фибробласты ткани кожицы клюва, но тѣмъ не менѣе они обозначаются настолько отчетливо, что безъ особеннаго труда можно слѣдить за ходомъ этихъ отростковъ въ Меркелевскихъ клѣткахъ и видѣть несомнѣнную связь ихъ съ клѣтками

оболочки. На сагитальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ, а, слѣдовательно, и Меркелевскихъ клѣтокъ, если они прошли черезъ болѣе широкую часть межклѣточнаго пространства, описываемые отростки замѣтны въ видѣ болѣе или менѣе толстыхъ волоконъ, направляющихся отъ оболочки къ внѣшнему краю дважды поперекъ перерѣзаннаго периферическаго пояса клѣточнаго тѣла; здѣсь они подвергаются дѣленію и образуютъ въ немъ широкопетлистую сѣть (рис. 9 и 10).

Вмѣстѣ съ означенными отростками, на тѣхъ же срѣзахъ отлично обнаруживаются и описанные Новикъ (22) межклѣточные мостики. Обыкновенно они выступаютъ лишь въ томъ мѣстѣ, гдѣ поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ почти соприкасаются между собою, и являются въ формѣ довольно толстыхъ и рѣзко очерченныхъ нитей, соединяющихъ обращенные другъ къ другу края периферическаго пояса двухъ клѣтокъ (въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ) (рис. 9 и 10). Въ многоклѣточныхъ тѣльцахъ края означеннаго пояса каждой средней клѣтки, понятно, связаны съ краями такого же пояса сосѣднихъ клѣтокъ.

Многіе изъ мостиковъ, или связующихъ нитей, удается нерѣдко прослѣдить и внутри Меркелевскихъ клѣтокъ; при этомъ оказывается, что между ними имѣются не только нити периферическаго пояса, но и нѣкоторыя изъ дугообразно изогнутыхъ нитей средней части клѣтокъ (рис. 9). А именно, на сагитальныхъ срѣзахъ видно, что нѣсколько (1—3) такихъ нитей, лежащихъ ближе всего къ внутреннему краю поперечнаго разрѣза периферическаго пояса одной клѣтки, изгибаются параллельно этому краю и, достигнувъ того мѣста, гдѣ онъ переходитъ въ край, ограничивающій поперекъ перерѣзанный межклѣточный промежутокъ, тотчасъ же проникаютъ въ послѣдній; здѣсь онѣ принимаютъ видъ межклѣточныхъ мостиковъ и затѣмъ опять вступаютъ въ сосѣднюю клѣтку. Въ ней нити идутъ точно такимъ же образомъ по внутреннему краю каждаго изъ поперечныхъ разрѣзовъ периферическаго пояса клѣтки и присоединяются къ другимъ нитямъ средней части клѣточнаго тѣла (рис. 9).

Межклѣточные мостики представляются то короткими, то относительно довольно длинными, въ зависимости отъ ширины въ данномъ мѣстѣ межклѣточной щели, и идутъ въ ней въ прямомъ и болѣе или менѣе косомъ направленіяхъ, при чемъ иногда нѣкоторые изъ нихъ слегка дугообразно изогнуты (рис. 9 и 10).

Кромѣ только что описанныхъ мостиковъ, связующихъ Меркелевскія клѣтки, нерѣдко въ периферической, болѣе узкой части межклѣточной щели, попадаются еще нити, пересѣкающія мостики въ поперечномъ направленіи (рис. 9 и 10). Эти нити, насколько я могъ замѣтить, соединяются на своемъ пути съ мостиками и проникаютъ въ щель непосредственно изъ клѣтокъ оболочки, являясь ихъ отростками. Далѣе, попадаются и такіе сагитальные разрѣзы тѣлецъ, на которыхъ одновременно видны какъ межклѣточные мостики, такъ и подходящее къ тѣльцу мякотное нервное волокно вплоть до того мѣста, гдѣ оно лишается мякоти, а осевой цилиндръ его, пройдя черезъ периферическую часть межклѣточной щели, оканчивается дискомъ (рис. 9). Въ подобныхъ случаяхъ можно ясно замѣтить, что мякотное волокно, до своего вступленія въ тѣльце, оплетается отростками клѣтокъ оболочки, между тѣмъ какъ та его часть, которая лежитъ въ щели, окружена межклѣточными мостиками. Кромѣ того, вмѣстѣ съ осевымъ цилиндромъ въ периферическую часть щели проникаютъ и нѣкоторые изъ описанныхъ выше отростковъ клѣтокъ оболочки, пересѣкающіе мостики въ поперечномъ и косомъ направленіяхъ (рис. 9).

На сагитальныхъ разрѣзахъ, которые прошли черезъ периферическій поясъ Меркелевскихъ клѣтокъ или захватили самую внѣшнюю часть ихъ средняго отдѣла, получается почти такая же картина, какъ и на только что описанныхъ срѣзахъ. Главное различіе здѣсь заключается лишь въ томъ, что на подобныхъ препаратахъ мостики выступаютъ отчетливо на всемъ протяженіи каждой межклѣточной щели (рис. 10). Помимо того, съ той стороны Меркелевскихъ клѣтокъ, которой онѣ непосредственно прилегаютъ къ оболочкѣ, не менѣе ясно видны многочисленные отростки клѣтокъ этой оболочки, внѣдряющіеся

въ Меркелевскія клѣтки и образующіе въ нихъ болѣе или менѣе широкопетлистую сѣть (рис. 10). Если Меркелевскія клѣтки нѣсколько съежились и отдѣлились другъ отъ друга и отъ оболочки, то при такихъ условіяхъ межклѣточные мостики, связывающіе клѣтки, а равно и отростки клѣтокъ оболочки получаютъ видъ довольно длинныхъ волоконъ и нитей.

Внутриклѣточныя волокна и нити, а равно образуемая ими сѣть и межклѣточные мостики не окрашиваются метиленовою синью и по способу Рамонъ-Кахаля, но зато они отлично обнаруживаются при помощи тѣхъ способовъ, которые примѣняются для окрашиванія фибриллъ и мостиковъ въ эпителіальныхъ клѣткахъ, а равно для изученія структуры фибробластовъ.

Такимъ образомъ, на основаніи всего вышеизложеннаго, мнѣ думается, можно придти къ слѣдующимъ выводамъ. Отростки клѣтокъ оболочки не только оплетаютъ свободныя Меркелевскія клѣтки и тѣльца Грандри, но въ то же время нѣкоторые изъ нихъ проникаютъ и въ тѣло каждой клѣтки, гдѣ они, многократно дѣлясь и анастомозируя между собою, образуютъ описанныя выше внутриклѣточныя радіальныя волокна, нити и сѣть. Связана ли эта послѣдняя непосредственно съ сѣтью, образуемою фибриллами протоплазмы самой клѣтки, или же существуетъ независимо отъ нея—сказать трудно, но, во всякомъ случаѣ, существованія какой-либо другой сѣти, кромѣ вышеописанной, мнѣ не удалось обнаружить. При помощи межклѣточныхъ мостиковъ, или связующихъ нитей, сѣть одной клѣтки въ каждомъ тѣльцѣ Грандри связывается непосредственно съ такою же сѣтью другихъ клѣтокъ, входящихъ въ составъ даннаго тѣльца; мостики отсутствуютъ, повидимому, только въ той части межклѣточной щели, которая занята осязательнымъ дискомъ. Наконецъ, къ сказанному нужно еще добавить, что нити,

образующія сѣть въ тѣлѣ Меркелевскихъ клѣтокъ, не имѣютъ никакого сходства съ невро-фибриллами.

Признавая тѣсную связь между клѣтками оболочки и Меркелевскими, невольно приходится коснуться вопроса о томъ, существуетъ ли нѣчто подобное и въ другихъ тканевыхъ клѣткахъ, а равно, какое значеніе имѣетъ такая тѣсная связь между элементами, столь разнородными по своему происхожденію и по функціямъ? Не подлежитъ, насколько мнѣ кажется, сомнѣнію, что клѣтки оболочки вполнѣ отвѣчаютъ, такъ называемымъ, клѣткамъ трофоцитамъ, превосходно изученнымъ Хольмгреномъ. Онѣ отличаются отъ трофоцитовъ, по моимъ наблюденіямъ, только тѣмъ, что отростки ихъ не измѣняются и не исчезаютъ временно, а равно не имѣютъ никакого отношенія къ внутриклѣточнымъ канальцамъ, присутствія которыхъ мнѣ не удалось обнаружить въ Меркелевскихъ клѣткахъ.

Означенныя клѣтки, быть можетъ, стоятъ въ такомъ же интимномъ отношеніи къ Меркелевскимъ клѣткамъ, въ какомъ находятся отростки извѣстныхъ фолликулярныхъ клѣтокъ къ фибриллямъ тѣла яйцевыхъ клѣтокъ. Развѣтвленія отростковъ фолликулярныхъ клѣтокъ, какъ это показали изслѣдованія Фишера [1]), Рего и Дюбрейля [2]) и въ послѣднее время прекрасныя изслѣдованія Г. Ретціуса [3]), соединяются съ митомой протоплазмы яйцевой клѣтки. Нѣтъ ничего невѣроятнаго въ томъ, что и развѣтвленія отростковъ клѣтокъ оболочки образуютъ также, подобно отросткамъ фолликулярныхъ клѣтокъ, одно неразрывное цѣлое съ митомой каждой Меркелевской клѣтки въ теченіе всей ея жизни.

Что касается функціи клѣтокъ оболочки, то въ видѣ, конечно, только предположенія, можно допустить, что означенныя клѣтки доставляютъ Меркелевскимъ клѣткамъ необходимый питательный матеріалъ и играютъ чисто питательную роль.

[1]) Фишеръ, А. Zur Kenntnis der Struktur des Oolemmas der Säugetiereizellen. Merkel-Bonnet's Anatom. Hefte, Heft 89, 1905.

[2]) Рего, К. и Дюбрейль. La constitution de la zone pellucide et les rélations de l'epithélium folliculaire avec l'ovule dans l'ovaire de la Lapine. Comptes rendus de l'association des anatomistes, 7-ème réunion. (Genève, 1905).

[3]) Ретціусъ, Г. Biologische Untersuchungen. Neue Folge XVII, 1912. Zur Kenntnis der Hüllen und besonders Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. Taf. I–VIII.

Ретикулярный аппаратъ въ Меркелевскихъ клѣткахъ, какъ это видно на рис. 1, 2, 3, 4, 12, 13, 16, выраженъ довольно рѣзко и наблюдается какъ въ свободныхъ клѣткахъ, такъ и въ томъ случаѣ, когда онѣ входятъ въ составъ простыхъ, или типичныхъ, тѣлецъ Грандри. Въ клѣткахъ этихъ послѣднихъ аппараты особенно сильно развиты и напоминаютъ собою ретикулярные аппараты въ нервныхъ клѣткахъ. Обыкновенно они располагаются во внутреннемъ поясѣ клѣточнаго тѣла, чѣмъ и объясняется, по моему мнѣнію, почему эта часть клѣтки на препаратахъ, фиксированныхъ различными способами, представляется темнѣе ея периферическаго пояса. Въ составъ каждаго такого аппарата входятъ относительно довольно толстыя нити, которыя, петлевидно изгибаясь, переплетаются и мѣстами, видимо, соединяются другъ съ другомъ и окружаютъ почти все ядро или только извѣстную часть его, при чемъ нѣкоторыя изъ нихъ прилегаютъ непосредственно къ ядерной оболочкѣ (рис. 1, 12, 13, 16).

Что касается строенія нитей ретикулярнаго аппарата, то оно такое же, какъ и въ аппаратахъ другихъ клѣтокъ, а именно, нити составлены изъ связанныхъ другъ съ другомъ зернышекъ и короткихъ, иногда изогнутыхъ и довольно толстыхъ палочекъ. Въ тангенціально разрѣзанныхъ клѣткахъ аппараты, въ большинствѣ случаевъ, имѣютъ видъ болѣе или менѣе широкихъ вѣнчиковъ, въ срединѣ которыхъ помѣщаются ядра Меркелевскихъ клѣтокъ (рис. 1); лишь иногда, когда ядро лежитъ эксцентрически, означенный вѣнчикъ является въ формѣ незамкнутаго кольца (рис. 1). Нѣсколько иную картину даютъ сагитальные разрѣзы клѣтокъ: на подобныхъ разрѣзахъ на мѣстѣ ретикулярныхъ аппаратовъ мы видимъ чаще всего цѣлый рядъ короткихъ, петлевидно изогнутыхъ нитей, палочекъ, скобокъ и зернышекъ, которыя располагаются въ среднемъ отдѣлѣ каждой клѣтки и не переходятъ за границы дважды перерѣзаннаго наружнаго ея пояса (рис. 3, 4, 12, 16). Однако, указанный видъ принимаетъ ретикулярный аппаратъ только на тонкихъ срѣзахъ, на болѣе же толстыхъ ясно выступаютъ не срѣзанные участки его, а цѣликомъ весь аппаратъ (рис. 13). Въ зависимости отъ того, находится ли

ядро по серединѣ клѣтки, или отодвинуто къ самой наружной или внутренней ея поверхности, вышеозначенные участки ретикулярнаго аппарата располагаются вокругъ всего ядра, или же окружаютъ его только съ трехъ сторонъ. Наконецъ, въ свободныхъ Меркелевскихъ клѣткахъ, въ образованныхъ ими группахъ и балкахъ описываемые аппараты, большею частью, помѣщаются съ одной какой-либо стороны ядра или у одного изъ его полюсовъ и представляются въ формѣ довольно большого клубочка нитей (рис. 1, 2). Нерѣдко нѣкоторыя изъ петель этого клубочка достигаютъ поверхности ядра и, надавливая на это послѣднее, образуютъ въ ядрѣ небольшое углубленіе.

Сравнивая ретикулярные аппараты Меркелевскихъ клѣтокъ съ таковыми же въ клѣточныхъ элементахъ различныхъ тканей, не трудно замѣтить, что они, въ особенности въ болѣе крупныхъ клѣткахъ, составляющихъ простыя тѣльца Грандри, имѣютъ, какъ указывалось выше, извѣстное сходство съ ретикулярными аппаратами нервныхъ клѣтокъ.

Хондріозомы (пластозомы). Несмотря на то, что въ настоящее время присутствіе означенныхъ органоидовъ доказано, можно сказать, въ клѣткахъ почти всѣхъ тканей, они все-таки до сихъ поръ еще не были описаны въ Меркелевскихъ клѣткахъ. Для обнаруженія ихъ мною примѣнялись всѣ тѣ же методы, какими я пользовался при изученіи хондріозомъ въ клѣткахъ оболочки тѣлецъ Гербста и Грандри. Наилучшіе результаты, по моимъ наблюденіямъ, даютъ способъ Гольджи и видоизмѣненные А. Колчаевымъ способы Сьевалля и отчасти Форе-Фремье. Въ послѣднее время, прибѣгая къ способу фиксаціи препаратовъ по Шампи и окраскѣ срѣзовъ по Куллю, я достигалъ такихъ же прекрасныхъ результатовъ, какъ и при пользованіи только что указанными методами.

На препаратахъ, обработанныхъ тѣмъ или другимъ изъ означенныхъ способовъ, прежде всего можно констатировать, что Меркелевскія клѣтки, независимо отъ того, входятъ ли онѣ въ составъ тѣлецъ Грандри, или же располагаются свободно, вообще, очень богаты хондріозомами. Послѣднія обыкновенно являются въ формѣ бо-

лѣе или менѣе короткихъ, нерѣдко слегка дугообразно изогнутыхъ палочекъ—хондріоконтовъ, и въ видѣ зернышекъ—митохондріевъ. Первыя, главнымъ образомъ, заключаются въ периферическомъ поясѣ Меркелевскихъ клѣтокъ, между тѣмъ какъ вторыя чаще попадаются въ средней ихъ части (рис. 12, 13, 14, 15, 16). Такое распредѣленіе хондріозомъ особенно хорошо выступаетъ на тангенціальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ Грандри.

Располагаются хондріозомы различно и притомъ типичнымъ образомъ въ периферическомъ поясѣ и въ средней части каждой Меркелевской клѣтки. Въ первомъ онѣ лежатъ рядами, идущими въ болѣе или менѣе радіальномъ направленіи отъ края периферическаго пояса клѣтки къ средней ея части (рис. 14, 15, 16). Отъ каждаго ряда хондріозомъ отдѣляются, въ свою очередь, въ большей или меньшей степени изогнутые боковые ряды ихъ, присоединяющіеся затѣмъ къ сосѣднимъ радіальнымъ рядамъ. Въ самой периферической части внѣшняго пояса клѣтки хондріозомъ нерѣдко скопляется больше.

Такимъ образомъ, благодаря означенному своеобразному распредѣленію хондріозомъ въ периферическомъ поясѣ тѣла Меркелевскихъ клѣтокъ, онъ на тангенціальныхъ разрѣзахъ послѣднихъ представляется пронизаннымъ радіально идущими и въ то же время какъ бы связанными между собою нитями, построенными изъ хондріоконтовъ и митохондріевъ.

Въ зависимости отъ того, будетъ ли импрегнированъ или окрашенъ препаратъ болѣе или менѣе удачно, въ периферическомъ поясѣ тѣла Меркелевской клѣтки мы видимъ то ряды нитей изъ хондріозомъ, то лишь отдѣльные хондріоконты и митохондріи, какъ это особенно часто наблюдается на препаратахъ, обработанныхъ серебромъ.

Что касается средняго отдѣла клѣтки, то въ немъ, вообще, хондріозомъ находится гораздо больше, чѣмъ въ периферическомъ поясѣ, вслѣдствіе чего онъ представляется сильно зернистымъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ и болѣе темнымъ. На первый взглядъ, при разсматриваніи средняго отдѣла Меркелевской клѣтки получается такое впечатлѣніе, какъ будто хондріозомы въ немъ располагаются безъ вся-

каго порядка, что особенно замѣтно на препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи. Однако, изучая тщательно препараты послѣ обработки ихъ по видоизмѣненному Колачевымъ способу Сьевалля, а равно по методамъ Форе-Фремье и Шампи, не трудно убѣдиться въ томъ, что и въ указанномъ отдѣлѣ клѣтки хондріозомы размѣщены съ извѣстною правильностью, а именно, онѣ также какъ бы составляютъ короткія ниточки (рис. 12, 13, 14, 15 и 16). Послѣднія лежатъ такъ, что ими, въ общемъ, образуется довольно густая сѣть, петли которой имѣютъ многоугольную форму. Если теперь мы сравнимъ только что описанныя картины распредѣленія хондріозомъ въ периферическомъ и среднемъ отдѣлахъ данной Меркелевской клѣтки съ картинами расположенія въ нихъ описанныхъ нами выше внутриклѣточныхъ волоконъ, нитей и образуемой ими сѣти, то намъ легко будетъ констатировать тотъ фактъ, что въ обоихъ случаяхъ картины получаются тождественныя—хондріозомы размѣщаются въ клѣточномъ тѣлѣ такимъ же образомъ, какъ и поименованныя образованія.

Принимая во вниманіе то обстоятельство, что волокна и отдѣльныя радіальныя нити, наблюдаемыя въ периферическомъ поясѣ Меркелевскихъ клѣтокъ, принадлежатъ отросткамъ капсулярныхъ клѣтокъ и ихъ тончайшимъ развѣтвленіямъ (см. стр. 672), необходимо допустить, что, по крайней мѣрѣ, извѣстная часть описанныхъ въ этомъ отдѣлѣ хондріозомъ залегаетъ именно въ означенныхъ образованіяхъ, чѣмъ и объясняется ихъ характерное распредѣленіе. Но такъ какъ тонкія развѣтвленія волоконъ периферическаго пояса каждой Меркелевской клѣтки продолжаются въ среднюю часть послѣдней и связаны съ находящеюся въ ней сѣтью нитей (см. стр. 669), то, слѣдовательно, и хондріозомы, наблюдаемыя въ этомъ отдѣлѣ клѣточнаго тѣла, также должны помѣщаться въ нитяхъ означенной сѣти. Дѣйствительно, очень часто послѣ обработки препаратовъ по одному изъ вышеуказанныхъ способовъ получается возможность видѣть одновременно какъ упомянутыя выше волокна и нити, такъ и хондріозомы; въ подобныхъ случаяхъ невольно приходишь къ тому заключенію, что хондріозомы

лежатъ именно въ волокнахъ и нитяхъ, расположенныхъ своеобразно въ обѣихъ частяхъ каждой Меркелевской клѣтки, т. е., другими словами, въ отросткахъ капсулярныхъ клѣтокъ и связанныхъ съ ихъ тончайшими развѣтвленіями нитяхъ средней части тѣла Меркелевской клѣтки. Что касается вопроса, помѣщаются ли хондріозомы въ фибриллахъ, на нихъ, или въ межфибриллярномъ веществѣ означенныхъ выше отростковъ, то рѣшить этотъ вопросъ пока довольно трудно, но, какъ указывалось мною раньше (см. стр. 665), имѣются данныя въ пользу того, что онѣ скорѣе всего лежатъ на фибриллахъ (рис. 6, 13..16).

Не затрагивая въ настоящей статьѣ сложнаго и далеко еще не рѣшеннаго вопроса о томъ, что представляютъ собою хондріозомы, я хочу лишь обратить вниманіе на слѣдующее замѣченное мною явленіе. Въ громадномъ большинствѣ случаевъ приходится наблюдать, что на препаратахъ, обработанныхъ такими способами (методъ Сьевалля, Форе-Фремье, Шампи и способъ Гольджи), которые даютъ возможность обнаружить хондріозомы и ретикулярные аппараты въ клѣточныхъ элементахъ той или иной ткани, обыкновенно означенныя образованія импрегнируются или окрашиваются одновременно, или же преимущественно (иногда даже исключительно) то одни, то другія изъ нихъ. То-же самое мы видимъ и по отношенію къ клѣткамъ оболочки тѣлецъ Гербста и Грандри, а также и въ Меркелевскихъ клѣткахъ. Такъ, часто на одномъ и томъ же срѣзѣ кожицы клюва въ нѣкоторыхъ клѣткахъ оболочки отлично замѣтны ретикулярные аппараты и хондріозомы, а въ иныхъ заключается множество хондріозомъ, ретикулярные же аппараты выражены слабо или отсутствуютъ, и на мѣстѣ ихъ замѣтно лишь большее скопленіе хондріозомъ. Что касается Меркелевскихъ клѣтокъ, то въ нихъ мы наблюдаемъ все сказанное о клѣткахъ оболочки.

На основаніи изложеннаго, невольно приходится допустить, что между ретикулярными аппаратами

и хондріозомами существуетъ какая-то близкая связь, какое-то родство. Въ пользу такого родства говорятъ еще и слѣдующія данныя. Ретикулярные аппараты составлены изъ болѣе или менѣе изогнутыхъ, довольно толстыхъ палочекъ и отдѣльныхъ зернышекъ; какъ тѣ, такъ и другія ничѣмъ существеннымъ не отличаются отъ хондріозомъ: онѣ измѣняются подъ вліяніемъ однихъ и тѣхъ же реактивовъ, отлично импрегнируются осміевой кислотой и азотнокислымъ серебромъ, обнаруживаются при обработкѣ препаратовъ по Шампи съ послѣдующей окраской ихъ по Куллю и интенсивно окрашиваются на свѣжихъ препаратахъ метиленовою синью. Наконецъ, согласно наблюденіямъ нѣкоторыхъ изслѣдователей (Перончито, Дейнека, А. Догель и др.) надъ различными клѣтками, во время митоза аппараты исчезаютъ какъ таковые, распадаясь на палочки и зернышки. Все это, вмѣстѣ взятое, и даетъ возможность высказать предположеніе, что между составными частями ретикулярнаго аппарата и хондріозомами нѣтъ различія по существу.

Такого рода предположеніе подтверждается наблюденіями А. Колачева [1]) надъ нервными клѣтками моллюсковъ Limnaea stagnalis и Planorbis corneus и Д. Дейнека [2]) надъ хрящевыми клѣтками у человѣка и млекопитающихъ.

Почему въ одномъ случаѣ на препаратахъ, обработанныхъ одинаковымъ способомъ, видны ретикулярные аппараты и хондріозомы, въ другомъ—только первые или послѣднія—пока сказать трудно. Мнѣ думается, что въ этомъ не маловажную роль должны играть совершающіеся въ клѣткахъ жизненные процессы, между прочимъ и такіе, которые влекутъ за собою измѣненіе въ распредѣленіи фибриллъ въ клѣточномъ тѣлѣ. Наглядымъ доказательствомъ этого можетъ служить митозъ: во время означеннаго процесса, почти вплоть до стадій дочернихъ клубковъ, въ клѣткахъ нельзя обнаружить

[1]) Колачевъ, А. Цитологическія изслѣдованія надъ нервными клѣтками моллюсковъ. Русскій Арх. Анат., Гистол. и Эмбр. Т. I, вып 2.

[2]) Дейнека, Д. Развитіе костныхъ клѣтокъ въ энхондральномъ процессѣ. Русскій Арх. Анат., Гистол. и Эмбр. Т. I, вып. 2.

ретикулярнаго аппарата, вмѣстѣ съ тѣмъ хондріозомы принимаютъ своеобразное расположеніе. Указанное явленіе, мнѣ кажется, тѣсно связано именно съ измѣненіемъ расположенія фибриллъ, несомнѣнно имѣющимъ мѣсто въ тѣлѣ клѣтки въ періодъ митоза; такъ какъ хондріозомы лежатъ на фибриллахъ, то, понятно, всякое измѣненіе въ распредѣленіи послѣднихъ должно отразиться и на хондріозомахъ.

Ядро Меркелевскихъ клѣтокъ имѣетъ шаровидную, овальную или яйцевидную форму и иногда съ боковъ представляется нѣсколько сдавленнымъ. Обычно въ каждой клѣткѣ имѣется одно ядро, но въ нѣкоторыхъ случаяхъ попадаются клѣтки съ двумя ядрами, нерѣдко прилегающими одной изъ своихъ сторонъ другъ къ другу.

Описываемыя ядра, какъ это видно на препаратахъ, окрашенныхъ смѣсью Эрлихъ-Біонди, бѣдны содержаніемъ базихроматина, который имѣетъ видъ мелкихъ зернышекъ и глыбокъ. Въ каждомъ ядрѣ находится одно или нѣсколько болѣе или менѣе крупныхъ ядрышекъ, составленныхъ изъ базофильнаго и оксифильнаго вещества, при чемъ первое является въ формѣ зернышекъ различной величины, расположенныхъ то у самой периферіи ядрышка, то разсѣянныхъ по всему ядрышку. Означенныя зернышки не только окрашиваются различными основными красками, но и желѣзнымъ гематоксилиномъ, и, помимо того, импрегнируются азотнокислымъ серебромъ (по Гольджи).

Такова, по моимъ наблюденіямъ, тонкая структура Меркелевскихъ клѣтокъ.

б) Отношеніе нервовъ къ Меркелевскимъ клѣткамъ и къ простымъ и сложнымъ тѣльцамъ Грандри.

(Рис. 1, 2, 3, 4, 5, 11, 17, 18 . . . . . 40, 41, 42).

Отношеніе нервовъ къ Меркелевскимъ клѣткамъ было изучено Меркелемъ (20, 21), Ранвье (23), Шимоновичемъ (27), мною (8,9), Ботезатомъ (1, 2, 3, 4), Ванъ-де-Вельде (29, 30) и другими изслѣдователями

исчерпывающимъ образомъ. Тѣмъ не менѣе, и въ настоящее время къ тому, что уже сдѣлано, можно, пользуясь способомъ Гольджи и Рамонъ-Кахаля, прибавить еще нѣкоторыя новыя данныя и отвѣтить на такіе спорные вопросы, какъ, напр., вопросъ о томъ, проникаютъ ли неврофибриллы изъ осязательныхъ дисковъ въ Меркелевскія клѣтки, а равно, въ какой части диска неврофибриллами образуется сѣть и пр.

Эти вопросы, между прочимъ, ставитъ и Ванъ-де-Вельде (29) въ одной изъ своихъ работъ и пытается дать на нихъ отвѣтъ. По поводу перваго изъ нихъ онъ, совершенно правильно, не рѣшается высказаться вполнѣ опредѣленно, а указываетъ лишь, ссылаясь на мои прежнія изслѣдованія, что на нѣкоторыхъ препаратахъ, обработанныхъ по способу Бельшовскаго, получается такое впечатлѣніе, будто между нервнымъ дискомъ и Меркелевскими клѣтками существуетъ непосредственная связь. Относительно второго вопроса Ванъ-де-Вельде говоритъ вполнѣ опредѣленно въ томъ смыслѣ, что сѣть имѣется не только въ краевой части диска, но и въ центрѣ его и въ части, граничащей съ осевымъ цилиндромъ.

На препаратахъ, обработанныхъ по Гольджи и по видоизмѣненному мною способу Рамона-Кахаля, неврофибриллы, какъ въ осевыхъ цилиндрахъ нервныхъ волоконъ, такъ и въ концевыхъ аппаратахъ выступаютъ во многихъ случаяхъ, съ замѣчательною отчетливостью, потому что невроплазма при этомъ обыкновенно остается почти неокрашенною. Только послѣ очень сильной импрегнаціи препаратовъ серебромъ невроплазма получаетъ болѣе или менѣе интенсивную стально-сѣрую или коричневую окраску, которая въ нѣкоторыхъ, впрочемъ, очень рѣдкихъ, случаяхъ нѣсколько препятствуетъ слѣдить за ходомъ неврофибриллъ. Если препараты, обработанные по способу Гольджи, окрасить затѣмъ квасцовымъ карминомъ или гематоксилиномъ, то тогда ясно обнаруживаются клѣточныя ядра, а тѣло клѣтки принимаетъ слабый розовый или синій оттѣнокъ, что является также преимуществомъ способа Гольджи передъ другими методами импрегнаціи.

Для удобства описанія, мы сначала разсмотримъ окончаніе нервовъ въ простыхъ тѣльцахъ Грандри, а потомъ уже отношеніе ихъ къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ, а равно къ клѣточнымъ группамъ и балкамъ.

1. Окончаніе нервовъ въ простыхъ тѣльцахъ Грандри.

Каждое простое тѣльце Грандри, какъ и каждая отдѣльная Меркелевская клѣтка, по моимъ наблюденіямъ, снабжаются нервными волокнами, начинающимися изъ двухъ источниковъ, а именно, изъ чувствительныхъ головныхъ и изъ симпатическихъ узловъ.

Нервныя волокна, начинающіяся отъ клѣтокъ чувствительныхъ головныхъ узловъ. Къ одному тѣльцу обыкновенно подходитъ одно, рѣже—два толстыхъ мякотныхъ нервныхъ волокна (рис. 4, 18 и др.). Но, однако, здѣсь же необходимо отмѣтить, что далеко не всѣ тѣльца получаютъ мякотныя чувствительныя волокна: многія изъ тѣлецъ, какъ мы вскорѣ увидимъ, снабжаются исключительно безмякотными вѣточками чувствительныхъ нервныхъ волоконъ (рис. 21, 23, 24 и др.). Кромѣ того, нѣкоторыя изъ этихъ безмякотныхъ вѣточекъ не подходятъ, какъ это иногда кажется на первый взглядъ, къ данному тѣльцу, а, наоборотъ, идутъ по направленію отъ тѣльца. Поэтому, безмякотныя нервныя вѣточки, связанныя извѣстнымъ образомъ съ тѣльцами, можно раздѣлить на вѣточки, направляющіяся къ тѣльцу и идущія отъ него.

Подойдя, чаще всего сбоку, къ оболочкѣ тѣльца или иногда, проникнувъ предварительно черезъ эту оболочку, толстое мякотное волокно теряетъ неврилемму и мякоть, послѣ чего осевой цилиндръ волокна, въ зависимости отъ того, построено ли тѣльце изъ пары или изъ большаго числа Меркелевскихъ клѣтокъ, вступаетъ или прямо въ межклѣточное пространство, или же сначала дѣлится на нѣсколько (2—3 и больше) вѣточекъ, изъ которыхъ каждая направляется къ соотвѣтствующему межклѣточному промежутку. Иногда къ одному тѣльцу подходятъ съ

разныхъ сторонъ два мякотныхъ волокна, при чемъ какъ то, такъ и другое, потерявъ неврилемму и мякоть внѣ или подъ оболочкой тѣльца, распадаются на двѣ или одно—на двѣ, а второе на три вѣточки, которыя и проникаютъ въ отдѣльныя межклѣточныя пространства. Бываютъ случаи, правда, рѣдкіе, когда осевой цилиндръ каждаго волокна вступаетъ прямо, не дѣлясь предварительно, въ тотъ или другой межклѣточный промежутокъ.

Почти на каждомъ тангенціальномъ или сагитальномъ разрѣзѣ тѣлецъ съ хорошо импрегнированными нервами обыкновенно легко замѣтить, что осевой цилиндръ или вѣточки, возникшія отъ его дѣленія, сперва, у самаго мѣста вступленія ихъ въ межклѣточное пространство, нѣсколько суживаются, но затѣмъ они быстро опять становятся постепенно шире и, наконецъ, образуютъ характерные осязательные диски (рис. 4, 18, 19, 20). Послѣдніе имѣютъ весьма разнообразную форму: круглую, овальную и веретенообразную, или сплошь и рядомъ представляются въ формѣ треугольной или многоугольной съ округленными углами пластинки и пр. (рис. 11, 17, 18, 19, 20, 21 и др.). Иногда тотъ или другой изъ дисковъ является изогнутымъ и походитъ на неглубокую тарелочку или чашечку (рис. 25). Наконецъ, нужно отмѣтить, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ нервное окончаніе, какъ будетъ указано ниже, можетъ не имѣть даже типичной формы диска (рис. 26, 33). Такимъ образомъ, данное описываемому нервному окончанію названіе „дискъ“ не отвѣчаетъ дѣйствительности и его можно было бы замѣнить терминомъ—„осязательная пластинка“. Опредѣляя форму диска, я всегда, въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, принималъ во вниманіе только такіе диски, которые на всемъ своемъ протяженіи были импрегнированы надлежащимъ образомъ, ибо, при неполной (частичной) импрегнаціи дисковъ, послѣдніе искусственно могутъ принимать ту или иную форму.

Край диска, насколько я могъ замѣтить, никогда не бываетъ ровнымъ, а имѣетъ видъ волнообразной или зигзагообразной линіи, или же въ одномъ какомъ-либо мѣстѣ его находится болѣе или менѣе глубокая вырѣзка

(рис. 11, 17, 18, 21, 22, 23 и др.). Отчего это происходитъ—мы увидимъ ниже.

Величина дисковъ такъ же разнообразна, какъ и форма ихъ, и зависитъ, въ извѣстной степени, отъ размѣровъ тѣхъ Меркелевскихъ клѣтокъ, къ которымъ они прилегаютъ. Толщина ихъ неравномѣрна: средняя часть представляется нѣсколько толще периферической, но во многихъ случаяхъ различіе это доводится до minimum, а иногда и совсѣмъ отсутствуетъ, если, напр., дискъ, какъ это нерѣдко встрѣчается, прилегаетъ къ внѣшней поверхности одной изъ клѣтокъ, расположенныхъ у полюсовъ тѣльца, или къ поверхности свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ.

Что касается тонкаго строенія дисковъ, то оно уже довольно подробно описано Шимоновичемъ, мною, Ботезатомъ и въ послѣднее время Ванъ-де-Вельде, но тѣмъ не менѣе къ существующимъ уже въ этомъ отношеніи даннымъ можно прибавить еще нѣкоторыя небезъинтересныя дополненія

На удачно импрегнированныхъ серебромъ препаратахъ, въ особенности по способу Гольджи, часто удается получить, говоря безъ преувеличенія, идеально красивыя картины дисковъ. Неврофибриллы въ нихъ имѣютъ видъ черныхъ тонкихъ ниточекъ, замѣчательно рѣзко выступающихъ на свѣтло-розовомъ или синеватомъ фонѣ (послѣ окраски квасцовымъ карминомъ или гематоксилиномъ), при чемъ видны всѣ фибриллы до тончайшихъ ихъ развѣтвленій.

Обыкновенно, разсматривая подобные препараты, мы прежде всего видимъ, что въ суженной части осевого цилиндра или вѣточекъ, возникшихъ отъ его дѣленія, неврофибриллы представляются въ видѣ довольно толстыхъ нитей, изъ которыхъ однѣ идутъ, слегка извиваясь, параллельно, другія же пересѣкаютъ ихъ подъ болѣе или менѣе острымъ угломъ. Часто неврофибриллы такъ тѣсно прилегаютъ другъ къ другу, что между ними остаются едва замѣтные промежутки, занятые невроплазмой. Затѣмъ, по мѣрѣ расширенія осевого цилиндра или его вѣточекъ и перехода ихъ въ такъ называемый дискъ, невро-

фибриллы дѣлятся дихотомически и вмѣстѣ съ тѣмъ расходятся въ обѣ стороны на подобіе вѣера. Въ самомъ дискѣ болѣе толстыя изъ нервофибриллъ идутъ, какъ это видно, напр., на рис. 11, 24, почти прямо къ краю диска и на своемъ пути слегка волнообразно извиваются, или однѣ изъ нихъ дугообразно изогнуты параллельно правому, другія—параллельно лѣвому краю диска (рис. 18, 19), или же всѣ неврофибриллы изогнуты параллельно лишь одному изъ его краевъ (рис. 20, 38), или, наконецъ, въ средней части диска неврофибриллы, слегка извиваясь, направляются прямо, а въ боковыхъ частяхъ—болѣе или менѣе параллельно тому и другому его краямъ (рис. 17, 21).

Приближаясь къ краю диска, въ большинствѣ случаевъ, только что упомянутыя неврофибриллы все болѣе и болѣе удаляются другъ отъ друга, при чемъ въ то же время отъ нихъ на всемъ протяженіи (включая и суженную часть диска) отходятъ тонкія боковыя фибриллы, которыя анастомозируютъ между собой и съ сосѣдними болѣе толстыми неврофибриллами и образуютъ вмѣстѣ съ ними густую сѣть. Затѣмъ, толстыя неврофибриллы постепенно разсыпаются на множество тонкихъ, совершенно теряютъ свой прежній характеръ и составляютъ сѣть во всей остальной части диска, вплоть до самаго его края (рис. 11, 18, 19, 20, 21). Такимъ путемъ получается типичная той или иной формы пластинка—осязательный дискъ, въ которомъ, въ большинствѣ случаевъ, можно различить систему, такъ сказать, главныхъ, относительно толстыхъ неврофибриллъ, идущихъ, какъ было сказано выше, въ опредѣленномъ направленіи, и систему болѣе тонкихъ фибриллъ, возникшихъ отъ постепеннаго дѣленія первыхъ и вмѣстѣ съ ними образующихъ одну густую сѣть.

Очень нерѣдко приходится наблюдать, что по самому краю диска, на всемъ его протяженіи, сѣть неврофибриллъ является особенно густою, мелкопетлистою и этимъ довольно рѣзко выдѣляется среди остальной части сѣти (рис. 27). Иногда на нѣкоторомъ разстояніи отъ первой такой краевой сѣти и параллельно съ нею располагается вторая подобная же сѣть, которая, однако, тянется лишь

на извѣстномъ протяженіи, а затѣмъ различіе между нею и сѣтью остальной части диска исчезаетъ (рис. 22).

Кромѣ того, сплошь и рядомъ попадаются диски, въ которыхъ одна или чаще нѣсколько толстыхъ фибриллъ идутъ на большемъ или меньшемъ разстояніи отъ края диска и параллельно съ нимъ или даже по самому его краю, и на этомъ пути, не утрачивая своего характера, отдаютъ отъ себя многочисленныя болѣе тонкія фибриллы, участвующія въ образованіи остальной, главнымъ образомъ, краевой, сѣти диска (рис. 17). Часто такія толстыя неврофибриллы, или, вѣрнѣе, пучки первичныхъ неврофибриллъ, безъ особеннаго труда удается прослѣдить отъ мѣста вступленія ихъ въ данный дискъ до самаго конца. Въ подобныхъ случаяхъ оказывается, что эти фибриллы, описавъ почти полный кругъ или часть круга и отдавъ на построеніе даннаго диска большое количество болѣе тонкихъ фибриллъ, выходятъ за край той или другой Меркелевской клѣтки, между которыми лежитъ дискъ, и вмѣстѣ съ другими фибриллами, отходящими отъ того же диска, образуютъ сплющенный болѣе или менѣе широкій пучекъ. Послѣдній огибаетъ край одной изъ Меркелевскихъ клѣтокъ, послѣ чего проникаетъ въ ближайшій межклѣточный промежутокъ въ томъ же тѣльцѣ, и здѣсь составляющими его фибриллами образуется новый дискъ (рис. 17). Нерѣдко означенный пучекъ, выйдя изъ межклѣточнаго пространства, дѣлится на два пучка, изъ которыхъ каждый входитъ въ отдѣльный межклѣточный промежутокъ даннаго тѣльца и служитъ источникомъ для образованія новаго диска. Случается и такъ, что возникшій указаннымъ способомъ пучекъ неврофибриллъ, какъ будетъ сказано ниже болѣе подробно, идетъ на составленіе диска въ какомъ-либо другомъ тѣльцѣ, лежащемъ по близости или на нѣкоторомъ разстояніи отъ даннаго тѣльца.

Однако, далеко не всегда толстыя неврофибриллы, какъ мы видѣли сейчасъ, раньше или позже покидаютъ свой дискъ и образуютъ въ томъ же или въ другихъ тѣльцахъ новые диски. Часто онѣ, пройдя большее или меньшее разстояніе, распадаются постепенно на болѣе

тонкія фибриллы, которыя идутъ всецѣло на составленіе сѣти въ своемъ же дискѣ (рис. 11, 18, 19, 20 и др.).

Такимъ образомъ, изъ вышеизложеннаго видно, что весь осязательный дискъ, какъ въ периферической, такъ и въ средней своей части, построенъ изъ густой сѣти неврофибриллъ, хотя и не во всѣхъ дискахъ всѣ неврофибриллы идутъ цѣликомъ на образованіе этой сѣти. То же самое наблюдается и въ начальной части диска, а именно, въ томъ мѣстѣ, гдѣ осевой цилиндръ или его вѣточки начинаютъ разсыпаться на фибриллы и образуютъ родъ сплющеннаго конуса. Въ этомъ отношеніи настоящія мои изслѣдованія вполнѣ согласуются съ наблюденіями Ванъ-де-Вельде.

Обыкновенно петли сѣти, изъ которой составлены диски, имѣютъ неправильную угловатую, округленную или овальную форму, представляются болѣе или менѣе вытянутыми въ длину, по направленію отъ основанія (т. е. мѣста распаденія осевого цилиндра или его вѣточекъ на фибриллы) къ краю каждаго диска (рис. 11, 17, 18, 19, 20 и др.). Въ самой краевой части послѣдняго, въ большинствѣ случаевъ, петли вытянуты параллельно краю диска. При разсматриваніи означенной сѣти помощью сильныхъ объективовъ и при томъ, когда неврофибриллы ея не слишкомъ сильно импрегнированы серебромъ, не трудно видѣть, что она, въ дѣйствительности, составлена изъ болѣе крупныхъ и чрезвычайно мелкихъ петель (рис. 11, 18, 19, 20). Первыя построены изъ очень тонкихъ пучковъ фибриллъ, вторыя же занимаютъ промежутки между этими болѣе крупными петлями и составлены изъ отдѣльныхъ, тончайшихъ (первичныхъ) фибриллъ, на мѣстахъ соединенія которыхъ иногда замѣтны мелкія узловыя утолщенія. Петли расположены въ нѣсколько связанныхъ другъ съ другомъ этажей, количество которыхъ, если дискъ лежитъ между Меркелевскими клѣтками, уменьшается по направленію отъ средней части диска къ его краю; исключеніе составляютъ лишь основаніе диска и ближайшая къ нему краевая часть послѣдняго, гдѣ онъ связанъ съ осевымъ цилиндромъ или образующей дискъ вѣточкой его и всегда является болѣе толстымъ. Далѣе, самый край диска, насколько мнѣ уда-

лось замѣтить, никогда, по своему положенію, не соотвѣтствуетъ вполнѣ краю болѣе широкой части межклѣточнаго пространства, занятаго дискомъ. Всегда по всему краю или только мѣстами дискъ представляется болѣе или менѣе втиснутымъ между периферическими поясами Меркелевскихъ клѣтокъ. Это можно наблюдать на такихъ тангенціальныхъ срѣзахъ, которые или прошли какъ разъ на уровнѣ всего межклѣточнаго промежутка, или же являются настолько толстыми, что, путемъ измѣненія фокуснаго разстоянія, можно видѣть весь дискъ in toto. Въ указанныхъ случаяхъ получается возможность констатировать, что или почти весь край диска, или же, гораздо чаще, отдѣльныя петли образующей его сѣти болѣе или менѣе глубоко проникаютъ въ самую узкую часть межклѣточнаго пространства, отдѣляющую периферическіе пояса клѣтокъ другъ отъ друга (рис. 17, 18, 21, 22, 23, 27, 28). Вотъ почему, мнѣ думается, край диска никогда, даже при самой полной импрегнаціи составляющихъ его фибриллъ, не является ровнымъ, а всегда въ большей или меньшей степени фестончатымъ.

Описанное положеніе краевой части диска замѣтно не только на тангенціальныхъ, но и на сагитальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ.

Помимо того, тѣ же препараты позволяютъ намъ подмѣтить еще одну особенность дисковъ, а именно: отъ болѣе или менѣе фестончатаго края ихъ, въ очень многихъ случаяхъ, отходятъ отдѣльныя фибриллы или тонкіе пучки ихъ, которые идутъ въ косомъ или радіальномъ направленіяхъ между поверхностями периферическихъ поясовъ клѣтокъ (рис. 21, 22, 23, 27, 28, 29). Нѣкоторые изъ фибриллъ и пучковъ ихъ достигаютъ внѣшняго края клѣтокъ и въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ загибаются на внѣшнюю поверхность той или другой, или же обѣихъ клѣтокъ. Затѣмъ, какъ фибриллы, такъ и пучки, иногда тѣсно прилегая къ клѣткамъ, стелятся по ихъ внѣшней поверхности; на этомъ пути пучки постепенно распадаются на отдѣльныя фибриллы, послѣ чего уже всѣми ими образуется сѣть, которая оплетаетъ одну или обѣ клѣтки.

Въ иныхъ случаяхъ, когда въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ, какъ это бываетъ нерѣдко, между оболочкой и выпуклой частью одной изъ клѣтокъ помѣщается дискъ, означенныя фибриллы и пучки ихъ принимаютъ участіе въ образованіи послѣдняго или, быть можетъ, даже дискъ всецѣло составляется ими.

Въ многоклѣточныхъ тѣльцахъ Грандри описываемые пучки и фибриллы идутъ по внѣшней поверхности среднихъ клѣтокъ такого тѣльца и связываютъ другъ съ другомъ лежащіе между ними диски.

Далѣе, довольно часто два, три тонкихъ пучка фибриллъ, отдѣлившись отъ краевой части диска и пройдя нѣкоторое разстояніе между обращенными другъ къ другу поверхностями периферическихъ поясовъ клѣтокъ, распадаются тутъ же, между клѣтками, на фибриллы; послѣдними образуются угловатой формы маленькія концевыя пластинки—добавочные диски (рис. 28). Иногда эти пучки (въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ), выйдя за край той или другой клѣтки, оканчиваются на внѣшней ея поверхности добавочными дисками.

Наконецъ, во многихъ случаяхъ, пучки фибриллъ, отдѣлившись отъ диска въ количествѣ одного или нѣсколькихъ, идутъ всецѣло, какъ уже упоминалось выше и о чемъ вскорѣ будетъ сказано болѣе подробно, на составленіе новыхъ дисковъ въ томъ же типичномъ двухклѣточномъ или многоклѣточномъ тѣльцѣ Грандри или въ другихъ подобныхъ же тѣльцахъ.

На основаніи сказаннаго, не трудно будетъ понять, почему при извѣстныхъ условіяхъ край того или другого диска часто представляется усаженнымъ тонкими и болѣе толстыми шипиками, описанными уже давно мною (5) и Гебергомъ (12). Такими условіями будутъ: неполная окраска неврофибриллъ дисковъ метиленовою синью или не вполнѣ удачная импрегнація ихъ при обработкѣ препаратовъ по одному изъ способовъ Рамонъ-Кахаля.

Говоря о тонкомъ строеніи дисковъ, я долженъ еще прибавить, что на препаратахъ, обработанныхъ вышеописанными мною способами, иногда въ дискахъ получаются различной величины и формы окошечки, въ которыхъ не

видно неврофибриллъ, или же дискъ имѣетъ мѣстами болѣе или менѣе глубокія вырѣзки (рис. 22, 23 и др.). Эти явленія отчасти зависятъ отъ неполной импрегнаціи неврофибриллъ, отчасти обусловливаются тѣмъ, что, подъ вліяніемъ обработки, тотъ или другой дискъ мѣстами отслаивается отъ поверхности клѣтокъ, между которыми онъ лежитъ. Въ послѣднемъ случаѣ на тангенціальныхъ срѣзахъ тѣлецъ попадаетъ въ разрѣзъ не весь, а лишь извѣстныя части диска, срѣзанныя же, отставшія отъ клѣтки части его даютъ намъ означенныя выше окошечки и выемки.

Отъ описанныхъ выше типичныхъ отношеній мякотныхъ нервныхъ волоконъ или возникшихъ путемъ ихъ дѣленія вѣточекъ къ тѣльцамъ Грандри бываетъ цѣлый рядъ уклоненій. Такъ, къ одному тѣльцу, составленному изъ нѣсколькихъ клѣтокъ, могутъ подходить и оканчиваться въ немъ дисками два мякотныхъ нервныхъ волокна, или же осевой цилиндръ, подойдя въ томъ или иномъ мѣстѣ къ краю одного изъ межклѣточныхъ промежутковъ, идетъ на нѣкоторомъ протяженіи параллельно съ нимъ (рис. 30) и въ то же время отдаетъ отъ себя множество фибриллъ, которыя проникаютъ въ данный промежутокъ. Здѣсь фибриллы, дѣлясь и соединяясь другъ съ другомъ, образуютъ родъ болѣе или менѣе широкаго тяжа, который затѣмъ оканчивается дискомъ. Образовавъ означенный дискъ, осевой цилиндръ направляется въ данномъ тѣльцѣ къ другому межклѣточному пространству, входитъ въ него и оканчивается вторымъ дискомъ (рис. 30).

Иногда осевой цилиндръ, помѣщаясь въ промежуткѣ между периферическими поясами двухъ клѣтокъ, отдаетъ почти подъ прямымъ угломъ толстую вѣтку, послѣ чего обычнымъ путемъ оканчивается дискомъ. Что касается указанной вѣтки, то она, находясь все время между клѣтками, направляется дальше параллельно ихъ краямъ и вскорѣ посылаетъ къ тому же диску сплющенную и короткую вѣточку. Наконецъ, пройдя еще нѣкоторое разстояніе, она окончательно распадается на отдѣльныя фибриллы, которыя достигаютъ края диска и, вмѣстѣ съ осевымъ цилиндромъ и первою вѣточкою, участвуютъ въ его образованіи (рис. 27).

Далѣе, иногда то или другое двухклѣточное тѣльце получаетъ одинъ осевой цилиндръ, который, помѣщаясь въ промежуткѣ между периферическими поясами клѣтокъ, образуетъ трехугольной формы расширеніе, составленное изъ переплетающихся и соединяющихся другъ съ другомъ фибриллъ. Отъ него отдѣляются двѣ широкія вѣточки, также построенныя изъ сѣти фибриллъ, при чемъ одна изъ нихъ образуетъ дискъ, другая же—болѣе узкая—вѣточка тянется дальше между указанными поясами клѣтокъ. На этомъ пути она опять становится шире, отдаетъ нѣсколько короткихъ пучковъ фибриллъ къ диску, послѣ чего выходитъ за предѣлы даннаго тѣльца, изгибается въ большей или меньшей степени и вступаетъ въ другое сосѣднее тѣльце, въ которомъ оканчивается дискомъ. Наконецъ, отъ этого послѣдняго отдѣляется тонкая вѣточка, которая образуетъ маленькій дискъ въ новомъ тѣльцѣ (рис. 32).

Затѣмъ, бываютъ такіе случаи, когда осевой цилиндръ, подходящій къ трехклѣточному тѣльцу, дѣлится на три вѣтки, изъ которыхъ одна проникаетъ въ одно межклѣточное пространство, а двѣ остальныя—въ другое. Первая, еще проходя между периферическими поясами клѣтокъ, нѣсколько сплющивается, а составляющія ее фибриллы дѣлятся и соединяются другъ съ другомъ. Послѣ этого означенная вѣточка оканчивается типичнымъ дискомъ, но предварительно отъ нея отдѣляется тонкій пучекъ фибриллъ, который изгибается дугообразно, образуетъ на своемъ пути одно, два неправильной угловатой формы расширенія, составленныя изъ сѣти фибриллъ, и, наконецъ, присоединяется къ диску. Что касается двухъ другихъ вѣточекъ, то онѣ тоже проникаютъ во второе межклѣточное пространство, гдѣ одна изъ нихъ, находясь еще въ узкой части этого пространства, присоединяется къ другой вѣточкѣ, которая проходитъ нѣкоторое разстояніе въ указанной части его и потомъ уже оканчивается дискомъ (рис. 31).

Очень часто, въ особенности въ мелкихъ тѣльцахъ Грандри, осевые цилиндры, развѣтвленія ихъ и вѣточки, идущія отъ дисковъ другихъ, ближайшихъ къ данному тѣльцу или болѣе удаленныхъ отъ него тѣлецъ,

не оканчиваются въ нихъ типичными дисками. Въ самомъ простомъ случаѣ осевой цилиндръ или одна изъ упомянутыхъ вѣточекъ, пройдя черезъ оболочку тѣльца или находясь еще внѣ ея, дѣлится на двѣ различной толщины вѣточки (рис. 33). Одна изъ нихъ, болѣе тонкая, проникнувъ въ периферическую часть межклѣточнаго промежутка, раздѣляющаго двѣ большихъ Меркелевскихъ клѣтки, сплющивается и почти тотчасъ же распадается на двѣ такія же вѣточки различной ширины. Послѣднія лежатъ въ болѣе широкой части межклѣточнаго пространства и, раньше или позже, соединяясь другъ съ другомъ, образуютъ замкнутое овальной формы кольцо. Неврофибриллы въ описываемыхъ вѣточкахъ многократно дѣлятся и составляютъ сѣть. Другая, относительно толстая вѣточка сначала идетъ по поверхности одной изъ клѣтокъ и на этомъ пути, въ свою очередь, дѣлится на толстую и болѣе тонкую сплющенныя вѣточки. Первая вступаетъ въ пространство, находящееся между большой и соприкасающеюся съ нею меньшихъ размѣровъ Меркелевскими клѣтками и здѣсь, сильно расширяясь, превращается въ широкую ленту, составленную изъ сѣти неврофибриллъ. Этотъ своеобразный лентовидной формы дискъ, со стороны, противоположной мѣсту своего вхожденія въ межклѣточный промежутокъ, опять сильно суживается, огибаетъ край маленькой клѣтки и выходитъ на ея внѣшнюю поверхность. Прилегая къ ней, означенная часть осевого цилиндра образуетъ вскорѣ треугольное расширеніе, которое тотчасъ же распадается на двѣ неправильной листовидной формы концевыя пластинки—видоизмѣненные диски, построенные изъ сѣти неврофибриллъ (рис. 33). Вторая вѣточка идетъ по внѣшней поверхности той же маленькой клѣтки, сбоку ея, расширяется въ веретенообразной формы пластинку съ ясно выраженной сѣтчатой структурой. Пластинка эта, суживаясь, опять превращается въ тонкую вѣточку, которая затѣмъ образуетъ неправильной формы концевую пластинку такого же строенія, какъ и предыдущая.

Довольно часты также случаи, когда длинная вѣточка, возникшая отъ дѣленія осевого цилиндра, направляется

къ какому либо тѣльцу, составленному изъ двухъ или нѣсколькихъ клѣтокъ, проникаетъ черезъ его оболочку и на внѣшней поверхности одной изъ клѣтокъ или въ межклѣточномъ промежуткѣ (въ тѣльцахъ съ нѣсколькими клѣтками) дѣлаетъ нѣсколько петлевидныхъ изгибовъ. Въ этой своей части означенная вѣточка образуетъ 2—3, иногда и больше, бляшекъ, или пластинокъ, различной формы, послѣ чего она огибаетъ край одной изъ клѣтокъ (въ двухклѣточныхъ тѣльцахъ), проникаетъ въ межклѣточное пространство и въ широкой его части оканчивается дискомъ. Въ тѣльцахъ, составленныхъ изъ 3—4 клѣтокъ, иногда подобнаго рода вѣточка, покинувъ тотъ или иной межклѣточный промежутокъ и обогнувъ край одной изъ клѣтокъ, ограничивающихъ его, входитъ въ такой же сосѣдній промежутокъ, гдѣ и образуетъ типичный дискъ.

Кромѣ только что описанныхъ и многихъ другихъ подобныхъ же случаевъ, касающихся отношенія осевыхъ цилиндровъ и вѣточекъ возникшихъ отъ ихъ дѣленія къ Меркелевскимъ клѣткамъ, я считаю не безынтереснымъ обратить вниманіе еще на слѣдующія, правда, довольно рѣдко встрѣчающіяся особенности въ образованіи осязательныхъ дисковъ въ тѣльцахъ, составленныхъ изъ нѣсколькихъ клѣтокъ. Такъ, иногда къ какому либо двухклѣточному тѣльцу Грандри подходитъ толстое мякотное нервное волокно, осевой цилиндръ котораго оканчивается въ межклѣточномъ промежуткѣ типичнымъ дискомъ. Затѣмъ отъ края означеннаго диска отдѣляется сплющенный на подобіе ленты пучекъ неврофибриллъ; послѣдній почти тотчасъ же постепенно дѣлится на нѣсколько лентовидной формы, мѣстами расширяющихся и повторно дѣлящихся вѣточекъ, которыми оплетается та или другая Меркелевская клѣтка (рис. 1 въ текстѣ).

Наконецъ, часто можно встрѣтить тѣльца Грандри, составленныя изъ нѣсколькихъ Меркелевскихъ клѣтокъ, при чемъ осевой цилиндръ мякотнаго нервнаго волокна, проникнувъ черезъ оболочку тѣльца, сейчасъ же оканчивается неправильной формы бляшкою, или предварительно дѣлится на двѣ короткихъ вѣточки, изъ которыхъ каждая

образуетъ довольно широкую, неправильной угловатой формы, иногда болѣе или менѣе изогнутую бляшку (рис. 2 и 3 въ текстѣ). Затѣмъ, отъ каждой такой бляшки, въ свою очередь, отдѣляются одна, двѣ или нѣсколько различной длины и ширины вѣточекъ, которыя дугообразно изгибаются (вѣроятно, огибая края Меркелевскихъ клѣтокъ) и опять оканчиваются новыми, различной величины и формы

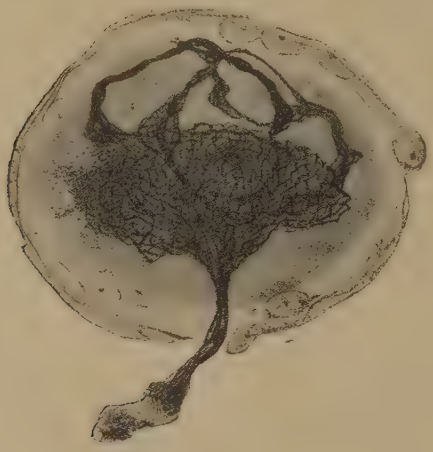


Рис. 1.

Рис. 1. Тѣльце Грандри изъ кожицы клюва гуся. По Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

бляшками. Съ этими послѣдними происходитъ то же самое, что и съ первыми.

Такимъ образомъ, въ одномъ тѣльцѣ Грандри получается весьма сложный и своеобразный концевой аппаратъ, составленный изъ 5—6, нерѣдко даже 7—9 разнообразной формы и величины и въ большей или меньшей степени изогнутыхъ бляшекъ, которыя возникли первоначально изъ одной или двухъ бляшекъ. Описываемыя бляшки поставлены различнымъ образомъ по отношенію одна къ другой и, понятно, лежатъ не въ одной плоскости, но выяснить отношеніе ихъ къ Меркелевскимъ клѣткамъ,

составляющимъ данное тѣльце, очень трудно. Зависитъ это отъ того, что означенные аппараты ясно выступаютъ только на относительно толстыхъ тангенціальныхъ разрѣзахъ тѣлецъ. Несомнѣнно, что бляшки прилегаютъ къ поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ, быть можетъ расположенныхъ въ подобныхъ тѣльцахъ неправильно. Часто отъ нѣкоторыхъ изъ бляшекъ отдѣляются еще вѣточки, которыя выходятъ за предѣлы даннаго тѣльца. Рисунки 2 и 3 въ текстѣ лучше всякаго описанія даютъ представленіе объ этихъ своеобразныхъ концевыхъ нервныхъ аппаратахъ. Тѣльца съ подобнаго рода аппаратами чаще всего встрѣчаются въ кожицѣ клюва и въ языкѣ гуся, голубя и воробья.

Изъ всего вышеизложеннаго мы видимъ, что осязательные диски въ типичныхъ тѣльцахъ Грандри образуются или непосредственно осевыми цилиндрами подходящихъ къ нимъ мякотныхъ нервныхъ волоконъ, или лишенными мякоти вѣточками, возникшими отъ дѣленія осевыхъ цилиндровъ. Однако, такой способъ образованія дисковъ, какъ указывалось выше, является далеко не единственнымъ. Гораздо чаще (въ особенности въ тѣльцахъ, составленныхъ изъ 3—4 и большаго количества клѣтокъ) одинъ—рѣже два диска возникаютъ непосредственно изъ осевого цилиндра или его развѣтвленій, остальные же диски въ данномъ тѣльцѣ составляются уже вѣточками, отходящими отъ только что упомянутыхъ дисковъ. Нерѣдко эти вторичные диски, въ свою очередь, даютъ начало вѣточкамъ, идущимъ на образованіе новыхъ дисковъ въ томъ же тѣльцѣ.

Но, помимо того, какъ сейчасъ будетъ изложено болѣе подробно, вѣточки, идущія отъ дисковъ того или иного тѣльца, оканчиваются не въ немъ самомъ, а выходятъ за его предѣлы и даютъ начало дискамъ въ другихъ тѣльцахъ Грандри, расположенныхъ на различномъ разстояніи отъ даннаго тѣльца. Независимо отъ этого, нѣкоторыя изъ только что упомянутыхъ вѣточекъ могутъ оканчиваться различной формы дисками или пластинками и на поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ какъ свободныхъ, такъ и составляющихъ балки и отдѣльныя группы.

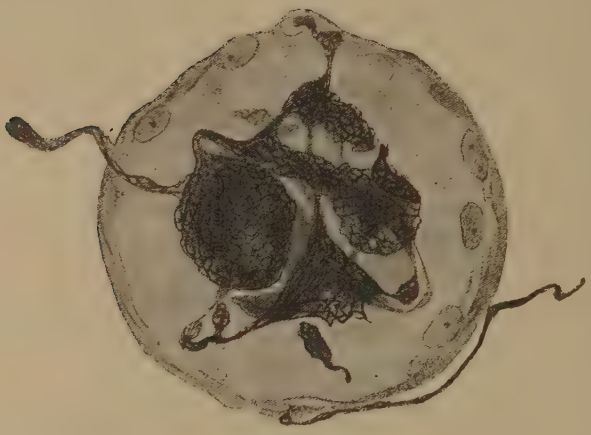


Рис. 2.

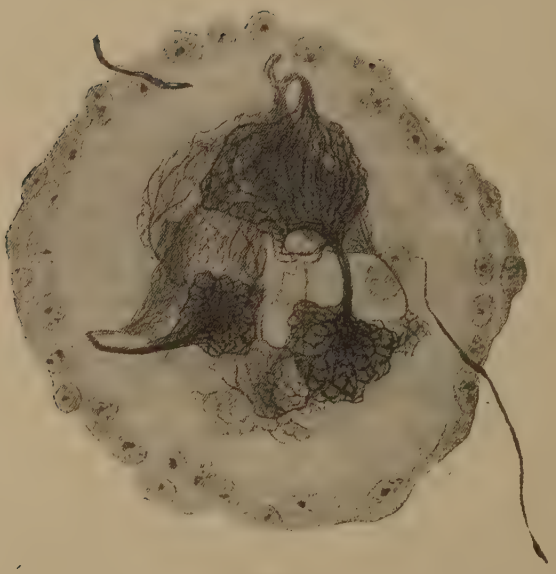


Рис. 3.

Рис. 2 и 3. Тѣльца Грандри изъ кожицы клюва гуся. По Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

Обычно въ томъ случаѣ, когда два болѣе или менѣе одинаковой или различной величины трехклѣточныхъ тѣльца соприкасаются другъ съ другомъ, очень нерѣдко въ одномъ изъ нихъ оканчиваются два осевыхъ цилиндра двумя отдѣльными дисками. Затѣмъ, каждый дискъ по направленію къ рядомъ лежащему тѣльцу нѣсколько суживается, не мѣняя своего характера, послѣ чего переходитъ за свободный край клѣтокъ, между которыми онъ находится, проникаетъ въ одинъ изъ межклѣточныхъ промежутковъ другого тѣльца и, опять расширяясь, образуетъ дискъ (рис. 34). Такимъ образомъ, въ описанномъ случаѣ диски изъ одного тѣльца непосредственно продолжаются въ другое тѣльце. Довольно часто мякотное нервное волокно проникаетъ въ промежутокъ, находящійся между двумя соприкасающимися тѣльцами Грандри, и теряетъ мякоть; осевой же цилиндръ волокна входитъ въ межклѣточную щель одного изъ этихъ тѣлецъ и оканчивается въ немъ дискомъ, отъ котораго конусомъ начинается тонкій пучекъ фибриллъ. Послѣдній выходитъ изъ даннаго межклѣточнаго промежутка и тотчасъ же проникаетъ въ таковой же второго тѣльца, гдѣ и образуетъ новый дискъ (рис. 35).

Иногда случается, что въ каждомъ изъ двухъ рядомъ лежащихъ тѣлецъ дискъ образуется отдѣльнымъ осевымъ цилиндромъ или вѣточкой, возникшей отъ его дѣленія; но, помимо того, отъ одного диска къ другому идетъ еще продолженіе въ видѣ довольно широкой ленты, связывающей оба диска. Кромѣ того, не разъ мнѣ приходилось встрѣчать другъ возлѣ друга два тѣльца: одно, составленное изъ двухъ, а другое—изъ нѣсколькихъ клѣтокъ. Въ послѣднемъ осевой цилиндръ оканчивался однимъ дискомъ, отъ края котораго затѣмъ отходили двѣ вѣтви—толстая и тонкая. Первая, выйдя за предѣлы межклѣточнаго пространства, оканчивалась дискомъ въ томъ же тѣльцѣ, вторая же проникала въ межклѣточный промежутокъ двухклѣточнаго тѣльца, гдѣ и шла на образованіе новаго диска (рис. 29).

Вообще, можно сказать, что разъ только два тѣльца соприкасаются другъ съ другомъ, то въ одномъ изъ

нихъ, независимо отъ количества составляющихъ его клѣтокъ, диски образуются только что указаннымъ способомъ, т. е. изъ дисковъ же другого тѣльца.

Все, сказанное о связи дисковъ въ двухъ соприкасающихся тѣльцахъ, всецѣло относится и къ тѣльцамъ, расположеннымъ на нѣкоторомъ, большемъ или меньшемъ, разстояніи другъ отъ друга. Въ подобныхъ случаяхъ обыкновенно отъ края диска того или другого тѣльца отдѣляется болѣе или менѣе толстая и широкая вѣточка, нерѣдко мѣстами слегка перетянутая, которая затѣмъ проходитъ, извиваясь, нѣкоторое разстояніе и, встрѣтивъ на своемъ пути новое тѣльце, построенное изъ двухъ или нѣсколькихъ клѣтокъ, вступаетъ въ него и оканчивается дискомъ (рис. 24). Иногда такая вѣточка, достигнувъ какого либо трехъ или четырехклѣточнаго тѣльца, вилообразно дѣлится на двѣ вѣточки, изъ которыхъ каждая проникаетъ въ отдѣльный межклѣточный промежутокъ и образуетъ въ немъ дискъ (рис. 23 A и B_1). Бываетъ и такъ, что одинъ изъ дисковъ какого-либо тѣльца, составленнаго изъ нѣсколькихъ клѣтокъ, образуется отдѣльнымъ осевымъ цилиндромъ или вѣточками, возникшими отъ его дѣленія. Нерѣдко отъ края такого самостоятельнаго диска отходятъ 2—3 вѣточки, изъ которыхъ одна оканчивается дискомъ въ томъ же тѣльцѣ, другая—въ соприкасающемся съ нимъ, а третья идетъ всецѣло на образованіе одного или же (раздѣлившись предварительно на двѣ вѣточки) двухъ дисковъ въ какомъ нибудь новомъ тѣльцѣ, отстоящемъ отъ даннаго на большемъ или меньшемъ разстояніи.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ отъ диска какого нибудь трехклѣточнаго тѣльца Грандри идетъ болѣе или менѣе длинная, мѣстами усаженная небольшими расширеніями вѣточка къ ближайшему такому же тѣльцу (рис. 26). Затѣмъ она проникаетъ въ одинъ изъ межклѣточныхъ промежутковъ послѣдняго и оканчивается дискомъ, отъ краевой части котораго снова отдѣляется вѣточка; она огибаетъ край средней клѣтки и входитъ въ другое межклѣточное пространство (рис. 26). Въ немъ указанная вѣточка петлевидно изгибается и въ то же время, сплющиваясь мѣ-

стами, образуетъ нѣсколько пластинокъ—расширеній; отъ одной изъ нихъ опять отходитъ тонкая и длинная вѣточка, которая принимаетъ участіе въ оплетеніи какой либо свободной Меркелевской клѣтки (рис. 26).

Далѣе, какъ говорилось выше, часто нѣсколько тѣлецъ Грандри различной величины располагаются цѣлой вереницей другъ возлѣ друга, или же два—три тѣльца соприкасаются другъ съ другомъ, между тѣмъ какъ остальныя, тоже въ количествѣ нѣсколькихъ, лежатъ на нѣкоторомъ разстояніи другъ отъ друга. Во всѣхъ такихъ случаяхъ, насколько я могъ замѣтить, въ одномъ изъ этихъ тѣлецъ, чаще всего крайнемъ и большихъ размѣровъ, диски образуются подходящимъ къ нему осевымъ цилиндромъ или его вѣточками. Затѣмъ уже отъ того или другого диска отдѣляется болѣе или менѣе длинная вѣточка къ другому тѣльцу, расположенному рядомъ съ нимъ или вблизи его, гдѣ она оканчивается однимъ или, какъ видно на рис. 36, двумя дисками. Отъ одного изъ нихъ опять начинается различной длины вѣточка, направляющаяся къ сосѣднему тѣльцу; возлѣ него она иногда дѣлится на двѣ короткихъ вѣточки, образующія два диска, или же (если данное тѣльце состоитъ изъ двухъ клѣтокъ), не дѣлясь, оканчивается однимъ дискомъ. Подобнымъ же путемъ отъ какого либо изъ нѣсколькихъ дисковъ или только отъ одного диска, въ зависимости отъ количества ихъ въ предыдущемъ тѣльцѣ, беретъ начало новая короткая вѣточка, которая проникаетъ въ межклѣточный промежутокъ четвертаго тѣльца и оканчивается въ немъ дискомъ. Нерѣдко этотъ послѣдній (въ тѣльцѣ съ нѣсколькими клѣтками) посылаетъ вѣточку во второй межклѣточный промежутокъ того же тѣльца, гдѣ она опять образуетъ дискъ (рис. 36). Въ нѣкоторыхъ случаяхъ приходилось наблюдать, что описаннымъ способомъ отъ четвертаго тѣльца отдѣлялась вѣточка къ пятому тѣльцу и давала въ немъ начало новому диску, который посылалъ еще вѣтку, оканчивающуюся дискомъ въ шестомъ тѣльцѣ.

Наконецъ, нерѣдко можно видѣть, какъ одинъ дискъ того или другого тѣльца, составленнаго изъ двухъ или нѣ-

сколькихъ Меркелевскихъ клѣтокъ, отдаетъ отъ себя вѣточки, оканчивающіяся то однимъ, то двумя дисками въ соприкасающемся съ нимъ, въ болѣе или менѣе удаленныхъ и въ далеко отстоящихъ отъ него тѣльцахъ. Такъ, напр., въ какомъ-либо двухклѣточномъ или трехъ-четырехклѣточномъ тѣльцѣ осевой цилиндръ или его вѣточка оканчиваются дискомъ, отъ котораго, въ свою очередь, начинаются четыре вѣточки (рис. 37). Первая—тонкая—направляется къ рядомъ съ нимъ расположенному тѣльцу и въ немъ образуетъ дискъ; вторая, длинная вѣточка идетъ къ двухклѣточному тѣльцу, отстоящему довольно далеко отъ даннаго тѣльца, и въ немъ принимаетъ лишь участіе въ образованіи диска, которымъ оканчивается самостоятельно осевой цилиндръ нервнаго волокна; третья вѣточка, слегка изгибаясь, тянется на далекое разстояніе и образуетъ дискъ въ тѣльцѣ съ нѣсколькими клѣтками. Наконецъ, послѣдняя—четвертая вѣточка вблизи самаго диска расширяется и вилообразно дѣлится на двѣ длинныхъ вѣточки. Одна изъ нихъ даетъ начало второму диску въ томъ же тѣльцѣ, гдѣ оканчивается третья вѣточка, другая достигаетъ тѣльца, образованнаго нѣсколькими клѣтками, и въ немъ разсыпается на сѣть фибриллъ, которыми составляется дискъ; отъ послѣдняго снова отходитъ короткая вѣточка, оканчивающаяся въ томъ же тѣльцѣ вторымъ дискомъ (рис. 37). Такимъ образомъ, въ данномъ случаѣ одинъ дискъ даетъ матеріалъ для образованія шести новыхъ дисковъ, лежащихъ въ четырехъ различныхъ тѣльцахъ, при чемъ пять дисковъ всецѣло возникаютъ изъ вѣточекъ, начинающихся отъ названнаго диска, а къ образованію шестого диска одна изъ этихъ вѣточекъ имѣетъ отношеніе только отчасти. Вѣточки, подобныя послѣдней, встрѣчаются довольно часто и могутъ быть названы, въ отличіе отъ остальныхъ, связывающими вѣточками. Варіаціи только что описаннаго случая могутъ быть весьма разнообразны: отъ одного диска въ томъ или иномъ тѣльцѣ можетъ начинаться и меньшее, чѣмъ было указано выше, и бо́льшее количе́ство вѣточекъ, напр., пять, шесть.

Далѣе, изъ приведенныхъ уже данныхъ мы видимъ, что въ одномъ и томъ же тѣльцѣ диски могутъ имѣть,

такъ сказать, различный источникъ происхожденія, а именно, они образуются: *а)* непосредственно изъ осевого цилиндра или вѣточекъ, возникшихъ отъ его дѣленія внѣ или подъ клѣточной оболочкой; *б)* изъ осевого цилиндра или его вѣточки и, помимо того, изъ одной или нѣсколькихъ (въ тѣльцахъ съ нѣсколькими клѣтками) вѣточекъ, отходящихъ отъ дисковъ этого же тѣльца; *в)* изъ осевого цилиндра или отходящей отъ него вѣточки и въ то же время изъ вѣточекъ, идущихъ отъ одного или нѣсколькихъ (въ тѣльцахъ съ 3—6 клѣтками) дисковъ болѣе близкаго къ данному тѣльцу или далеко отъ него лежащихъ тѣлецъ; *г)* исключительно изъ вѣточки или вѣточекъ, начинающихся отъ дисковъ какого либо тѣльца, расположеннаго на различномъ разстояніи отъ разсматриваемаго тѣльца; *д)* изъ вѣточекъ, берущихъ начало отъ дисковъ какъ сосѣднихъ съ даннымъ тѣльцемъ, такъ и болѣе удаленныхъ отъ него тѣлецъ; *е)* изъ вѣточекъ, отходящихъ отъ дисковъ, которые, въ свою очередь, не произошли непосредственно отъ осевого цилиндра или его развѣтвленій.

Кромѣ того, на основаніи тѣхъ же данныхъ, не подлежитъ сомнѣнію, что изъ одного и того же диска какого либо тѣльца могутъ происходить вѣточки, оканчивающіяся дискомъ въ сосѣднихъ, въ болѣе удаленныхъ и въ далеко отстоящихъ отъ него тѣльцахъ.

Нѣкоторые изъ вышеприведенныхъ случаевъ отчасти уже были описаны мною (5) и Шимоновичемъ (27), отчасти Ванъ-де-Вельде (29). Но два послѣднихъ изслѣдователя указываютъ, что лентовидныя вѣточки, отходящія отъ дисковъ, могутъ давать начало лишь дискамъ одного и того же тѣльца, составленнаго изъ нѣсколькихъ клѣтокъ. Ванъ-де-Вельде, кромѣ того, еще добавляетъ, что подобнаго рода связующій пучекъ („Kommunikationsbündel“) иногда, пройдя черезъ оболочку

даннаго тѣльца, идетъ затѣмъ къ сосѣднему съ нимъ тѣльцу, и въ его межклѣточной щели образуетъ новый дискъ. Далѣе, онъ говоритъ: „Я никогда не видѣлъ, насколько это возможно было судить по реконструкціи серій разрѣзовъ, чтобы пучекъ неврофибриллъ выходилъ изъ одного диска и направлялся бы къ далеко отстоящему отъ него тѣльцу (стр. 234)".

Настоящія изслѣдованія не только подтверждаютъ, но и дополняютъ прежнія мои наблюденія надъ окончаніями нервовъ въ тѣльцахъ Грандри, сдѣланныя при помощи метиленовой сини и видоизмѣненнаго способа Рамонъ—Кахаля.

2. Отношеніе нервовъ къ сложнымъ тѣльцамъ Грандри.

Что касается окончанія нервовъ въ рѣдко встрѣчающихся формахъ сложныхъ тѣлецъ, въ составъ которыхъ входитъ много мелкихъ Меркелевскихъ клѣтокъ, то къ нимъ, въ большинствѣ случаевъ, подходятъ вѣточки, въ количествѣ одной—двухъ, возникшія непосредственно отъ дѣленія мякотныхъ волоконъ или вѣточекъ, начинающихся отъ дисковъ какого-либо тѣльца Грандри, ближайшаго къ данному сложному тѣльцу. Войдя въ послѣднее, вѣточки эти идутъ между Меркелевскими клѣтками, на своемъ пути извиваются и дѣлятся, при чемъ мѣстами, тамъ гдѣ онѣ прикасаются къ клѣткамъ, на нихъ образуются неправильной веретенообразной или гораздо чаще угловатой формы расширенія—пластинки (рис. 42). Образовавъ извѣстное число означенныхъ пластинокъ, описываемыя вѣточки сами оканчиваются точно такими же пластинками. Въ каждой пластинкѣ неврофибриллы многократно дѣлятся и, соединяясь другъ съ другомъ, образуютъ сѣть.

Такимъ образомъ, въ данномъ случаѣ мы видимъ подобное же отношеніе нервовъ къ клѣткамъ сложныхъ тѣлецъ, какое обычно наблюдается въ, такъ называемыхъ, свободныхъ Меркелевскихъ тѣльцахъ, вѣрнѣе—клѣткахъ, расположенныхъ между эпителіальными клѣтками эпидермиса въ извѣстныхъ мѣстахъ кожи.

3. Отношеніе нервовъ къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ, а равно къ клѣточнымъ балкамъ и группамъ.

(Рис. 1, 2, 38, 39, 40, 41).

Наконецъ, мнѣ осталось еще коснуться вопроса объ отношеніи нервовъ къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ, а равно къ клѣточнымъ балкамъ и группамъ, постоянно имѣющимся въ ткани кожицы и слизистой оболочкѣ языка вмѣстѣ съ тѣльцами Грандри. Какъ было указано выше, свободныя Меркелевскія клѣтки, а равно построенныя изъ нихъ балки и группы чаще всего располагаются вблизи типичныхъ тѣлецъ Грандри, или даже соприкасаются съ ними (рис. 1 и 2). Насколько мнѣ удалось замѣтить, къ названнымъ клѣткамъ никогда не подходятъ прямо мякотныя нервныя волокна, а всегда лишенныя мякоти развѣтвленія ихъ осевыхъ цилиндровъ, или же часто вѣточки, отходящія отъ дисковъ; послѣдніе могутъ принадлежать какъ тѣльцамъ Грандри, такъ равно и свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ.

Въ первомъ случаѣ обыкновенно та или другая, иногда довольно толстая, безмякотная вѣточка постепенно распадается на своемъ пути на извѣстное число болѣе тонкихъ, часто повторно дѣлящихся и различной длины вѣточекъ. Всѣ онѣ идутъ по разнымъ направленіямъ (рис. 39) и, располагаясь въ поверхностномъ слоѣ кожицы, стелятся болѣе или менѣе параллельно ея поверхности. Въ означенныхъ развѣтвленіяхъ отлично выступаютъ неврофибриллы, которыя въ болѣе длинныхъ вѣточкахъ мѣстами нѣсколько раздвигаются, многократно дѣлятся и, соединяясь между собою, образуютъ расширенія, имѣющія видъ узкихъ или довольно широкихъ и слегка сплющенныхъ веретенъ (рис. 38, 39). Въ каждомъ такомъ мѣстномъ расширеніи описываемыхъ вѣточекъ количество неврофибриллъ увеличивается, вслѣдствіе чего отчетливо видна образуемая ими сѣть.

Встрѣтивъ во время своего хода свободныя Меркелевскія клѣтки, каждая изъ означенныхъ вѣточекъ подхо-

дитъ къ краю или одной изъ сторонъ той или иной клѣтки, часто образуетъ предварительно трехугольной или неправильной угловатой формы расширеніе и затѣмъ оканчивается осязательной пластинкой (рис. 38, 39, 40). Послѣдняя охватываетъ большую или меньшую часть поверхности тѣла Меркелевской клѣтки и, сообразно съ этимъ, получаетъ форму то блюдечка, то плоской или довольно глубокой чашечки съ неровными, нерѣдко зубчатыми краями, то, наконецъ, болѣе или менѣе угловатаго листочка (рис. 38, 39, 40, 41).

Въ составъ описанныхъ осязательныхъ пластинокъ обычно входитъ очень густая сѣточка изъ неврофибриллъ, которая въ нѣсколько утолщенной и угловатой начальной части пластинки представляется особенно узкопетлистой и вслѣдствіе этого болѣе темной (рис. 38, 39, 40, 41). Нерѣдко въ какомъ либо одномъ, нѣсколькихъ или даже многихъ мѣстахъ края диска отдѣляются неврофибриллы или пучечки ихъ, которые стелятся по незанятой дискомъ части поверхности клѣтки и анастомозируютъ между собою; затѣмъ тѣ и другіе въ какомъ либо иномъ мѣстѣ края того же диска опять вступаютъ въ него и присоединяются къ составляющей дискъ сѣти неврофибриллъ (рис. 39).

Благодаря только что сказанному, сплошь и рядомъ все тѣло свободной Меркелевской клѣтки окружается сѣтью неврофибриллъ.

Въ извѣстныхъ случаяхъ попадаются такія Меркелевскія клѣтки, къ которымъ подходятъ двѣ очень короткихъ вѣточки—толстая и тонкая, при чемъ обѣ онѣ на поверхности клѣтки быстро разсыпаются на отдѣльныя фибриллы и пучечки ихъ; тѣ и другіе, переплетаясь и соединяясь между собою, образуютъ листовидной формы пластинку, которая прикрываетъ только извѣстную часть клѣточнаго тѣла (рис. 39). Затѣмъ, отъ одного изъ угловъ такой пластинки отходитъ пучекъ неврофибриллъ, который огибаетъ край клѣтки и на другомъ мѣстѣ ея поверхности опять оканчивается небольшой пластинкой, посылающей отъ себя, въ свою очередь, нѣсколько неврофибриллъ къ первой пластинкѣ. Такимъ образомъ, полу-

чается своеобразной формы концевой нервный аппаратъ, охватывающій почти всю поверхность какой-либо свободной Меркелевской клѣтки (рис. 39).

Иногда тотъ или другой пучекъ неврофибриллъ, подойдя къ клѣткѣ, вилообразно дѣлится на двѣ вѣточки, изъ которыхъ одна цѣликомъ оканчивается на поверхности клѣтки пластинкой, другая же посылаетъ къ послѣдней лишь отдѣльныя неврофибриллы, а сама направляется къ сосѣдней клѣткѣ и оканчивается на ней какой-либо формы пластинкой.

Наконецъ, случается и такъ, что къ Меркелевской клѣткѣ идутъ двѣ болѣе или менѣе длинныхъ вѣточки: одна подходитъ къ краю клѣтки, другая же—со стороны ея поверхности. Первая обычнымъ путемъ образуетъ нервную пластинку (рис. 38), охватывающую часть края и поверхности клѣтки, при чемъ отъ угловатой формы основанія (какъ бы черешка) пластинки отходитъ длинная вѣточка, усаженная расширеніями. Эта вѣточка или оканчивается пластинкой на поверхности какой-либо другой Меркелевской клѣтки, или же распадается предварительно на нѣсколько вѣточекъ, которыя даютъ начало извѣстному количеству новыхъ осязательныхъ пластинокъ.

Вторая изъ описываемыхъ вѣточекъ на поверхности клѣтки распадается на неврофибриллы; при этомъ образуемая ими сѣть связывается съ сѣтью неврофибриллъ первой пластинки, вслѣдствіе чего увеличиваются размѣры послѣдней (рис. 38).

Такимъ образомъ, изъ всего только что изложеннаго мы видимъ, что нѣкоторыя изъ лишенныхъ мякоти развѣтвленій осевыхъ цилиндровъ мякотныхъ нервныхъ волоконъ направляются непосредственно къ разбросаннымъ въ соединительнотканномъ слоѣ кожицы свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ и оканчиваются на ихъ поверхности разнообразной формы пластинками. Послѣднія, въ свою очередь, даютъ очень часто матеріалъ для образованія новыхъ, иногда дѣлящихся вѣточекъ, оканчивающихся точно такими же пластин-

ками, какъ и безмякотныя вѣточки, возникшія непосредственно изъ осевыхъ цилиндровъ мякотныхъ волоконъ.

Подобнымъ же образомъ относятся безмякотныя нервныя вѣточки къ Меркелевскимъ клѣткамъ и въ томъ случаѣ, когда онѣ встрѣчаютъ на своемъ пути группы свободныхъ клѣтокъ, или же клѣточныя балки. Обычно, достигнувъ какой-либо клѣточной группы и проходя между отдѣльными клѣтками, означенныя вѣточки изгибаются въ большей или меньшей степени, частью отдаютъ къ клѣткамъ одну—двѣ боковыхъ вѣточки, оканчивающіяся различной величины и формы пластинками (рис. 1), частью же на мѣстахъ своего соприкосновенія съ клѣтками онѣ образуютъ округлыя, овальныя и листовидной формы расширенія и затѣмъ сами оканчиваются подобными же расширеніями на поверхности другихъ Меркелевскихъ клѣтокъ.

Всѣ расширенія, какъ расположенныя по ходу вѣточекъ, такъ и концевыя, составлены изъ сѣточки неврофибриллъ и невроплазмы, при чемъ нерѣдко одна какая-нибудь вѣточка образуетъ на своемъ пути нѣсколько подобнаго рода расширеній, или пластинокъ.

Въ клѣточныхъ балкахъ нервныя вѣточки чаще всего идутъ вдоль каждой такой балки и на своемъ пути отдаютъ отъ себя боковыя вѣточки и дѣлаютъ цѣлый рядъ изгибовъ (рис. 2), при этомъ, соприкасаясь съ Меркелевскими клѣтками, мѣстами расширяются и принимаютъ видъ разнообразной формы пластинокъ. Въ концѣ концовъ, большинство вѣточекъ тутъ же въ балкахъ оканчиваются пластинками.

Однако, насколько мнѣ удалось видѣть, не всѣ нервныя вѣточки, вступивъ въ клѣточныя группы или балки, оканчиваются въ нихъ: нѣкоторыя изъ вѣточекъ, образовавъ предварительно извѣстное количество расширеній въ какой-либо клѣточной группѣ или балкѣ, покидаютъ затѣмъ ту или другую и направляются дальше къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ или къ подобнымъ же группамъ и балкамъ, гдѣ онѣ и оканчиваются пластинками.

Какъ уже указывалось выше, далеко не всѣ нервныя вѣточки, оканчивающіяся на поверхности свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ, расположенныхъ отдѣльно, а равно группами и балками, происходятъ непосредственно изъ осевыхъ цилиндровъ мякотныхъ волоконъ. Многія изъ нихъ отходятъ отъ осязательныхъ пластинокъ, которыми оканчиваются нервныя волокна въ тѣльцахъ Грандри. Это особенно часто наблюдается въ тѣхъ случаяхъ, когда поименованныя выше свободныя клѣтки или составленныя изъ нихъ группы и балки лежатъ вблизи тѣлецъ Грандри или соприкасаются съ ними. Тогда отъ того или другого диска, принадлежащаго какому либо тѣльцу, отдѣляются одна или даже нѣсколько болѣе или менѣе толстыхъ вѣточекъ, которыя направляются къ только что указаннымъ образованіямъ и оканчиваются вышеописаннымъ способомъ. Если къ тѣльцу Грандри прилегаютъ только одна—двѣ Меркелевскихъ клѣтки, то часто отъ диска даннаго тѣльца отходитъ къ означеннымъ клѣткамъ соотвѣтственное число тонкихъ и короткихъ вѣточекъ, которыя и оканчиваются на ихъ поверхности пластинками. Но, помимо того, отъ диска, принадлежащаго какому либо типичному тѣльцу Грандри нерѣдко отдѣляется толстая вѣтка, которая, изгибаясь въ большей или меньшей степени, иногда проходитъ очень длинный путь (рис. 38). На этомъ пути она, образуя рядъ различной величины и формы расширеній, постепенно распадается на многочисленныя болѣе тонкія вѣточки, которыя оканчиваются чувствительными пластинками на поверхности свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ (рис. 38). Отъ многихъ изъ указанныхъ пластинокъ часто вновь отходятъ тонкія вѣточки, направляющіяся къ другимъ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ и на поверхности ихъ опять образуютъ той или иной формы пластинки. Наконецъ, бываютъ случаи, когда вѣточка, идущая отъ диска тѣльца Грандри, достигаетъ значительной длины (рис. 26). На своемъ пути она встрѣчаетъ иногда пучекъ неврофибриллъ, принадлежащій, вѣроятно, диску какого либо другого тѣльца, и, присоединившись къ нему, достигаетъ сво-

бодной Меркелевской клѣтки (рис. 26). На поверхности послѣдней, означенная вѣточка участвуетъ въ образованіи сплетенія, окружающаго данную клѣтку (см. стр. 692).

Послѣ всего сказаннаго объ отношеніи нервовъ къ тѣльцамъ Грандри, а равно къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ, группамъ ихъ и клѣточнымъ балкамъ, невольно рождается вопросъ, какъ слѣдуетъ разсматривать всю систему развѣтвленій осевого цилиндра какого либо мякотнаго нервнаго волокна съ расположенными по ходу ихъ дисками, или пластинками, и затѣмъ оканчивающихся таковыми? Представляетъ ли эта система, дѣйствительно, рядъ связанныхъ другъ съ другомъ нервныхъ аппаратовъ и если да, то какое значеніе имѣетъ такая тѣсная взаимная связь ихъ между собою?

Разсматривая тщательно направленіе тонкихъ и болѣе толстыхъ неврофибриллъ въ такихъ дискахъ, которые даютъ начало новымъ дискамъ въ данномъ и въ другихъ тѣльцахъ Грандри, часто безъ особеннаго труда можно замѣтить, что неврофибриллы въ нихъ распредѣляются характернымъ образомъ. Обыкновенно въ подобныхъ случаяхъ, при возможно полной и чистой импрегнаціи неврофибриллъ, видно, что отъ мѣста вступленія въ такого рода дискъ осевого цилиндра, или одной изъ его вѣточекъ, или же вѣточки, начинающейся отъ другого диска, неврофибриллы сначала расходятся въ разныя стороны; при этомъ многія изъ нихъ, подвергаясь дѣленію, идутъ на образованіе сѣти, между тѣмъ какъ большее или меньшее количество другихъ, въ особенности болѣе толстыхъ неврофибриллъ, вскорѣ начинаютъ постепенно сходиться къ тому пункту края диска, отъ котораго отходитъ вѣточка, назначенная для составленія новаго диска (рис. 17, 21, 23, 24, 34, 38, 39). Въ томъ случаѣ, когда отъ даннаго диска отдѣляются нѣсколько (2—3) вѣточекъ, означенныя выше неврофибриллы разбиваются на опредѣленное количество системъ, соотвѣтственно числу означенныхъ вѣточекъ, при чемъ каждая система идетъ къ опредѣленному пункту края диска, а именно туда, откуда беретъ начало та или другая вѣточка, и всецѣло образуютъ ее (рис. 21, 23, 24, 28, 34, 37, 38 и 39).

Всѣ сейчасъ указанныя неврофибриллы, проходя дискъ, отдаютъ отъ себя множество гораздо болѣе тонкихъ боковыхъ неврофибриллъ, которыя уже не выходятъ за предѣлы разсматриваемаго диска и лишь иногда, какъ говорилось выше, извѣстное количество ихъ, выйдя за край Меркелевской клѣтки даннаго тѣльца Грандри и обогнувъ его, присоединяются къ неврофибрилламъ сосѣдняго диска, принадлежащаго тому же тѣльцу.

Только что описанное своеобразное направленіе неврофибриллъ въ дискахъ настолько характерно, что, руководствуясь имъ, мы въ состояніи констатировать присутствіе и количество отдѣляющихся отъ дисковъ вѣточекъ даже въ томъ случаѣ, когда онѣ не будутъ замѣтны въ силу тѣхъ или другихъ причинъ (напр., будутъ срѣзаны, неимпрегнированы и пр.) (рис. 23).

Нерѣдко, какъ мы видѣли выше (см. стр. 663), встрѣчаются лежащія рядомъ и соприкасающіяся своими краями тѣльца Грандри, при чемъ отъ диска одного изъ нихъ къ диску другого идетъ болѣе или менѣе широкая лента. Въ подобныхъ случаяхъ многія неврофибриллы, входящія въ составъ перваго диска, направляются прямо отъ мѣста своего вступленія въ данный дискъ въ отходящую отъ него ленту, гдѣ онѣ отдаютъ боковыя тонкія фибриллы и образуютъ сѣть. Затѣмъ, тѣ же неврофибриллы непосредственно продолжаются и въ дискъ, принадлежащій другому тѣльцу, и здѣсь цѣликомъ или отчасти идутъ на его образованіе. Въ трехклѣточныхъ тѣльцахъ Грандри нерѣдко наблюдается то же самое по отношенію къ обоимъ дискамъ одного и того же тѣльца (рис. 34). Слѣдовательно, указанныя короткія и болѣе или менѣе широкія лентовидныя вѣточки, связывающія диски двухъ соприкасающихся другъ съ другомъ тѣлецъ Грандри, необходимо разсматривать какъ непосредственное продолженіе дисковъ изъ одного тѣльца въ другое. Такимъ образомъ, два соприкасающихся тѣльца могутъ имѣть одинъ, два и больше (въ тѣльцахъ съ нѣсколькими клѣтками) общихъ дисковъ. Послѣдніе представляются болѣе или менѣе перетянутыми на мѣстахъ своего перехода изъ одного тѣльца въ другое (рис. 34).

Понятно, что все сказанное о распредѣленіи неврофибриллъ въ дискахъ касается не только тѣлецъ Грандри, но вмѣстѣ съ тѣмъ имѣетъ мѣсто и въ разнообразной формы пластинкахъ, которыми оканчиваются нервныя вѣточки на поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ какъ свободныхъ, такъ и расположенныхъ группами или балками (рис. 39).

Что касается вообще вопроса о томъ, состоятъ ли вѣточки, отходящія отъ дисковъ, изъ отдѣльныхъ не связанныхъ между собою неврофибриллъ, или же послѣднія вѣтвятся въ нихъ и составляютъ сѣть, то на этотъ вопросъ можно отвѣтить слѣдующее. Во всѣхъ подобныхъ вѣточкахъ, не говоря уже о тѣхъ, которыя, какъ мы видѣли сейчасъ, имѣютъ видъ лентъ, несомнѣнно неврофибриллами составляется сѣть, при чемъ это относится какъ къ тѣмъ вѣточкамъ, которыя связываютъ два диска въ одномъ и томъ же тѣльцѣ, такъ равно и къ вѣточкамъ, выходящимъ за предѣлы даннаго тѣльца и оканчивающимся дисками въ соприкасающихся съ нимъ тѣльцахъ. Исключеніе составляютъ только весьма тонкія вѣточки, составленныя, вѣроятно, изъ нѣсколькихъ неврофибриллъ; въ нихъ, благодаря незначительному діаметру каждой такой вѣточки, нѣтъ возможности рѣшить вопросъ, связаны ли неврофибриллы между собою, или же идутъ независимо другъ отъ друга.

На основаніи всего вышеизложеннаго, я полагаю, что всѣ диски и разнообразной формы пластинки, вставленные по ходу развѣтвленій осевого цилиндра одного нервнаго волокна, должны быть разсматриваемы, какъ настоящіе концевые нервные аппараты. Но въ каждомъ такомъ аппаратѣ не оканчиваются всѣ вступившія въ него неврофибриллы, а лишь нѣкоторое, большее или меньшее ихъ количество, въ зависимости отъ размѣровъ самаго аппарата. Всѣ остальныя неврофибриллы выходятъ за края дисковъ, дѣлятся и образуютъ новыя вѣточки, которыя только что указаннымъ способомъ составляютъ новые аппа-

раты и т. д., пока, наконецъ, не возникнутъ послѣдніе аппараты данной системы развѣтвленій осевого цилиндра, т. е. такіе, которые уже не посылаютъ новыхъ вѣточекъ. Только въ каждомъ изъ нихъ оканчиваются всѣ безъ исключенія неврофибриллы, заключающіяся въ вѣточкѣ, давшей начало такому аппарату.

Первые изъ описанныхъ аппаратовъ, въ данномъ случаѣ осязательныхъ дисковъ и пластинокъ, связанные непосредственно съ осевыми цилиндрами или ихъ вѣточками, можно назвать первичными дисками, вторые, расположенные по ходу всей системы развѣтвленій осевыхъ цилиндровъ — дисками второго, третьяго и т. д. порядковъ, и третьи—конечными дисками, такъ какъ лишь въ нихъ оканчиваются послѣднія изъ неврофибриллъ, входящихъ въ составъ осевыхъ цилиндровъ, ихъ развѣтвленій и расположенныхъ на пути этихъ послѣднихъ нервныхъ аппаратовъ.

Такимъ образомъ, неврофибриллы всѣхъ вѣточекъ, начинающихся отъ дисковъ перваго, второго и т. д. порядковъ, не слагаются постепенно вновь, какъ я предполагалъ прежде, изъ сѣти тонкихъ неврофибриллъ, составляющихъ каждый дискъ, а представляютъ собою непосредственное продолженіе неврофибриллъ осевого цилиндра. Послѣднія расщепляются постепенно на все новыя и новыя неврофибриллы по мѣрѣ образованія новыхъ дисковъ, при чемъ живая матерія ихъ этимъ путемъ мало по мало истощается, пока, наконецъ, послѣднія изъ неврофибриллъ не пойдутъ на образованіе конечныхъ дисковъ.

То же самое относится и къ недифференцированной на фибриллы части нервныхъ вѣтокъ, или невроплазмѣ. Въ пользу только что сказаннаго, повидимому, говоритъ и то обстоятельство, что, въ большинствѣ случаевъ, конечные диски имѣютъ меньшіе размѣры сравнительно

съ дисками предыдущихъ, въ особенности перваго, порядковъ.

Высказанныя мною сейчасъ соображенія касаются не только аппаратовъ, которыми оканчиваются чувствительные нервы въ тѣльцахъ Грандри и на поверхности какъ свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ, такъ и расположенныхъ группами и балками: оно относится одинаковымъ образомъ и ко всѣмъ, вообще, нервнымъ аппаратамъ, какъ чувствительнымъ, такъ и двигательнымъ. Такъ, напр., въ многослойномъ плоскомъ эпителіи кожи и слизистыхъ оболочекъ мы имѣемъ цѣлыя системы конечныхъ развѣтвленій осевыхъ цилиндровъ; по ходу ихъ располагаются множество маленькихъ, разнообразной формы пластинокъ (варикозности авторовъ), а затѣмъ всѣ эти развѣтвленія оканчиваются точно такими же пластинками на поверхностяхъ эпителіальныхъ клѣтокъ. Подобное же повторяется и по отношенію къ, такъ называемымъ, тѣльцамъ Меркеля. Различіе между предыдущимъ и указаннымъ типомъ нервныхъ аппаратовъ заключается лишь въ томъ, что въ первомъ случаѣ диски или пластинки имѣютъ относительно ничтожную величину и прилегаютъ къ эпителіальнымъ клѣткамъ, во второмъ—размѣры ихъ значительно больше, и онѣ соприкасаются съ особеннымъ образомъ дифференцированными эпителіальными клѣтками—тѣльцами Меркеля. Къ подобнаго же рода аппаратамъ должны быть причислены: различныя, такъ называемыя, неинкапсулированныя древовидныя концевыя развѣтвленія въ соединительной ткани, разнообразные неинкапсулированные и инкапсулированные нервные клубочки, тѣльца Мейсснера, сложныя Фатеръ-Пачиніевы тѣльца и др.

Что касается вопроса о значеніи вышеописанныхъ взаимоотношеній между отдѣльными дисками и пластинками, то, мнѣ думается, что благодаря этимъ отношеніямъ извѣстнаго рода раздраженіе, дѣйствующее на одинъ или нѣсколько такихъ дисковъ и пластинокъ, должно вовлечь въ сферу своего дѣйствія цѣлый комплексъ ихъ и этимъ усилить первоначальный эффектъ раздраженія. Мало того, если допустить, что одинъ комплексъ нервныхъ аппаратовъ при помощи вѣточекъ, связывающихъ нѣкоторые изъ

нихъ, въ то же время связанъ съ нѣсколькими подобными комплексами, то въ такомъ случаѣ раздраженіе небольшого числа аппаратовъ того или другого комплекса неминуемо должно отразиться на всѣхъ этихъ комплексахъ, а вмѣстѣ съ тѣмъ должно получиться еще большее усиленіе эффекта раздраженія.

Въ одной изъ своихъ работъ о строеніи тѣлецъ Грандри я высказалъ, между прочимъ, предположеніе, что неврофибриллы дисковъ находятся въ непосредственной связи съ Меркелевскими клѣтками. Впослѣдствіи это допущеніе было признано мною же не отвѣчающимъ дѣйствительности, такъ какъ на препаратахъ, обработанныхъ по способу Рамонъ-Кахаля, нельзя было констатировать означенной связи. Тѣмъ не менѣе, какъ было указано выше, Ванъ-де-Вельде (29, стр. 237) недавно вновь поднялъ этотъ вопросъ и призналъ возможнымъ, что отъ дисковъ отходятъ вѣточки въ протоплазму Меркелевскихъ клѣтокъ, гдѣ ими опять якобы образуется сѣть.

Въ настоящее время, принимая во вниманіе все то, что говорилось выше о строеніи Меркелевскихъ клѣтокъ, мнѣ кажется, можно съ увѣренностью высказаться противъ какой бы то ни было связи между неврофибриллами дисковъ и протоплазмой означенныхъ клѣтокъ. Прежде всего, нужно отмѣтить, что внутриклѣточныя фибриллы никогда не импрегнируются серебромъ тѣми способами, при помощи которыхъ импрегнируются великолѣпно неврофибриллы дисковъ. Пользуясь этими способами, можно лишь констатировать, какъ указывалось выше, что отъ краевой части дисковъ отходятъ то отдѣльныя неврофибриллы, то пучки ихъ, при чемъ тѣ и другіе, однако, не вступаютъ ни въ какую интимную связь съ клѣтками и идутъ только по ихъ поверхности. Наоборотъ, внутриклѣточныя фибриллы отлично обнаруживаются на препаратахъ, обработанныхъ по Унна, а равно послѣ фиксаціи различными смѣсями, содержащими осміевую кислоту (смѣсь Флеминга, Мевеса и др.) съ послѣдующей окраской срѣзовъ желѣзнымъ гематоксилиномъ. Еще съ большею ясностью нерѣдко выступаютъ фибриллы послѣ

обработки препаратовъ по способу А. Колачева. Какъ извѣстно, эти же способы обыкновенно примѣняются и для обнаруженія фибриллъ въ различнаго рода другихъ клѣткахъ (эпителія, фибробластахъ и пр.).

Фибриллы, составляющія диски, правда, тѣсно прилегаютъ къ поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ, даже, весьма вѣроятно, склеиваются съ нею, но внутрь самыхъ клѣтокъ не проникаютъ.

Въ пользу такого тѣснаго прилеганія дисковъ къ клѣткамъ, между прочимъ, говоритъ то обстоятельство, что во всѣхъ случаяхъ, когда, благодаря большему или меньшему съеживанію клѣтки отъ дѣйствія реактивовъ, межклѣточные промежутки становятся шире, тогда нерѣдко нѣкоторые диски разрываются, при чемъ часть того или иного диска обыкновенно остается связанною съ поверхностью одной, часть же—съ поверхностью другой Меркелевской клѣтки, а между ними протягиваются отдѣльныя неврофибриллы образуемой ими сѣти или обрывки этой послѣдней.

Оканчивая описаніе тѣлецъ Грандри, я долженъ добавить, что иногда на моихъ препаратахъ (у утки и гуся) попадались тѣльца, въ клѣткахъ которыхъ ясно выступали дегенеративныя явленія. Такія клѣтки обыкновенно представлялись набухшими и въ нихъ всегда можно было замѣтить присутствіе одной или нѣсколькихъ вакуолъ. Нерѣдко та или другая изъ клѣтокъ была совершенно разрушена и имѣла видъ зернистой массы. Клѣточныя ядра были сморщены и на препаратахъ, окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ, принимали диффузную черную окраску.

4. Окончанія нервовъ второго рода въ тѣльцахъ Гербста и Грандри.

Рис. 43 и 44.

Окончанія этихъ нервовъ впервые были описаны въ означенныхъ тѣльцахъ мною и Вилайненомъ (8) на препаратахъ, окрашенныхъ метиленовою синью. Съ этихъ

поръ различные наблюдатели не разъ упоминали объ нихъ, при чемъ одни находили указанныя окончанія, другіе не могли ихъ обнаружить, хотя въ то же время не оспаривали существованія такихъ окончаній. Насколько мнѣ извѣстно, не удавалось видѣть послѣднихъ тѣмъ изслѣдователямъ, которые пользовались для импрегнаціи нервовъ способомъ Рамонъ-Кахаля или Бельшовскаго. Дѣйствительно, только что отмѣченными способами окончанія эти импрегнируются крайне трудно и лишь въ исключительныхъ случаяхъ, но зато гораздо легче ихъ получить на препаратахъ, обработанныхъ по новому способу Гольджи. Примѣняя послѣдній, я имѣлъ возможность видѣть окончаніе нервныхъ волоконъ второго рода во всѣхъ тѣхъ аппаратахъ, въ которыхъ до сихъ поръ они были описаны разными наблюдателями [Тимофеевымъ (28), мною (5, 6), Сала (25), Руффини (24) и др.]. Исключеніе, въ этомъ отношеніи, составляли только тѣльца Гербста и какъ простыя, такъ и сложныя тѣльца Фатеръ-Пачини. Быть можетъ, объясняется это тѣмъ, что указанныя тѣльца окружены толстой капсулой, черезъ которую диффундируетъ только небольшое количество раствора азотнокислаго серебра, недостаточное для импрегнаціи окончаній нервовъ второго рода. Хотя, вообще, нужно сказать, что, пока, для обнаруженія описываемыхъ окончаній способъ окрашиванія нервовъ метиленовой синью является самымъ лучшимъ и вѣрнѣе всего приводитъ къ цѣли.

Какъ мы видѣли выше (см. Т. I, вып. 1 „Русск. Арх. Анат., Гист. и Эмбр.“, стр. 188), въ толстыхъ нервныхъ стволикахъ, заложенныхъ въ ткани кожицы клюва птицъ, кромѣ толстыхъ мякотныхъ волоконъ, помѣщаются еще болѣе тонкія безмякотныя волокна, которыя по способу Гольджи импрегнируются въ черный цвѣтъ и рѣзко выдѣляются среди слабѣе импрегнированныхъ мякотныхъ волоконъ.

Означенныя волокна мѣстами представляются слегка вздутыми, а по ходу ихъ лежатъ довольно большія овальныя и яйцевидной формы ядра клѣтокъ неврилеммы. По мѣрѣ дѣленія толстыхъ нервныхъ стволиковъ означенныя волокна

переходятъ во всѣ ихъ развѣтвленія и затѣмъ въ поверхностномъ соединительнотканномъ слоѣ кожицы они сопровождаютъ, въ количествѣ одного или нѣсколькихъ, отдѣльныя мякотныя волокна, направляющіяся къ тѣльцамъ Гербста и Грандри. Кромѣ того, многія изъ этихъ волоконъ во время хода нервныхъ стволиковъ и вѣточекъ отщепляются отъ нихъ, присоединяются къ кровеноснымъ сосудамъ, идутъ вмѣстѣ съ ними, и, постепенно дѣлясь, оплетаютъ сосуды. Далѣе, повсюду, по ходу отдѣльныхъ нервныхъ стволиковъ и вѣточекъ и даже въ нихъ самихъ помѣщаются какъ отдѣльныя симпатическія нервныя клѣтки, такъ и небольшіе симпатическіе узелки, при чемъ не трудно замѣтить, что нѣкоторыя изъ безмякотныхъ волоконъ, расположенныхъ въ стволикахъ и ихъ развѣтвленіяхъ, начинаются именно отъ симпатическихъ клѣтокъ, а, слѣдовательно, должны быть, безспорно, причислены къ симпатическимъ волокнамъ. Идя въ стволикахъ вмѣстѣ съ мякотными волокнами, безмякотныя волокна подвергаются дѣленію, при этомъ нѣкоторыя изъ возникшихъ такимъ путемъ волоконъ выходятъ затѣмъ изъ стволиковъ и самостоятельно направляются къ тѣльцамъ.

Обыкновенно къ каждому тѣльцу Грандри, какъ это особенно хорошо видно на тангенціальныхъ срѣзахъ кожицы и языка, подходятъ, чаще всего съ разныхъ сторонъ, 3—6 различной толщины безмякотныхъ нервныхъ волоконъ, которыя, достигнувъ того или другого тѣльца, многократно дѣлятся и оплетаютъ послѣднее со всѣхъ сторонъ (рис. 43 и 44). По ходу вѣточекъ означеннаго сплетенія всюду имѣются веретенообразной формы расширенія и угловатыя пластинки, въ которыхъ неврофибриллы, видимо, дѣлясь и анастомозируя между собою, образуютъ болѣе или менѣе густую сѣточку. Отъ только что описаннаго сплетенія, въ свою очередь, отдѣляются новыя вѣточки, которыя проникаютъ черезъ клѣточную капсулу, дугообразно изгибаются, помѣщаясь на поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ, гдѣ нерѣдко вновь дѣлятся на 2—3 короткихъ вѣточки. Послѣднія быстро распадаются на много короткихъ вѣточекъ, по ходу и на концахъ которыхъ находятся угловатыя маленькія пластинки, построенныя изъ сѣти невро-

фибриллъ (рис. 44). Обыкновенно нѣсколькими такими маленькими деревцами и оканчиваются на Меркелевскихъ клѣткахъ нервныя волокна второго рода, которыя, какъ видно изъ вышеизложеннаго, принадлежатъ къ симпатическимъ волокнамъ. Помимо того, почти отъ каждаго сплетенія, окружающаго данное тѣльце, отдѣляются вѣточки, направляющіяся въ разныя стороны къ другимъ, ближайшимъ къ этому тѣльцу или къ болѣе удаленнымъ отъ него тѣльцамъ. Вѣроятно, точно такимъ же образомъ относятся симпатическія нервныя волокна и къ свободнымъ Меркелевскимъ клѣткамъ, а равно къ группамъ ихъ и къ клѣточнымъ балкамъ.

Итакъ, прежнія мои наблюденія надъ окончаніями нервныхъ волоконъ второго рода, сдѣланныя помощью метиленовой сини, подтверждаются и на препаратахъ, обработанныхъ по способу Гольджи. На толстыхъ, преимущественно тангенціальныхъ, разрѣзахъ кожицы клюва попадается немало тѣлецъ (въ особенности мелкихъ) in toto, при чемъ на такихъ именно тѣльцахъ, мѣняя постепенно фокусное разстояніе, можно съ особенною ясностью видѣть только что описанное отношеніе къ нимъ симпатическихъ нервныхъ волоконъ.

Изучивъ тонкую структуру нервныхъ аппаратовъ, обозначаемыхъ названіемъ тѣлецъ Гербста и Грандри, слѣдовало бы коснуться и вопроса о функціи ихъ, но затрогивать указанный вопросъ серьезно теперь я считаю преждевременнымъ. Въ настоящее время имѣется еще слишкомъ мало фактическаго матеріала для того, чтобы говорить о специфической роли той или иной группы концевыхъ нервныхъ аппаратовъ, и поэтому, пока, относительно даннаго вопроса остается только возможность высказывать болѣе или менѣе вѣроятныя предположенія.

5. Физіологическое назначеніе тѣлецъ Гербста и Грандри.

Въ виду того, что тѣльца Гербста имѣютъ много общаго въ своемъ строеніи съ тѣльцами Фатеръ-Пачини, можно допустить, что они родственны между собою и въ смыслѣ функціи, а именно: служатъ для воспрі-

ятія разнообразныхъ формъ давленія. На это, до извѣстной степени, какъ бы указываетъ наблюденіе, что громадное количество тѣлецъ Гербста мы находимъ въ кожицѣ клюва у такихъ птицъ, которыя, какъ, напримѣръ, утки, гуси и др., изъ захваченной клювомъ пищи, путемъ какъ бы разминанія ея, отбираютъ лишь годныя для питанія части. У различнаго рода другихъ, изслѣдованныхъ мною птицъ (воробья, голубя, вороны, поморника), въ полости рта которыхъ не происходитъ подобнаго отбора пищи, тѣльца Гербста встрѣчаются въ ограниченномъ количествѣ.

Приписываемая нѣкоторыми изслѣдователями [Тома [1]), Рене [2]), Шумахеръ [3])] Фатеръ-Пачиніевымъ тѣльцамъ и ихъ видоизмѣненіямъ роль регуляторовъ кровяного давленія обоснована, по моему мнѣнію, на слишкомъ шаткихъ данныхъ, а опыты Шумахера, въ этомъ отношеніи весьма мало доказательны; впрочемъ, объ этомъ я буду еще имѣть случай говорить болѣе подробно во II-й части моей работы.

Что касается функціи тѣлецъ Грандри, то объ ней можно сказать еще меньше, чѣмъ о функціи тѣлецъ Гербста. Несомнѣнно, при помощи означенныхъ тѣлецъ происходитъ воспріятіе извѣстныхъ раздраженій, при чемъ здѣсь, вѣроятно, активную роль играютъ Меркелевскія клѣтки. Принимая во вниманіе тѣсную связь послѣднихъ съ капсулярными клѣтками, нужно допустить, что въ Меркелевскихъ клѣткахъ совершается оживленный обмѣнъ веществъ, при чемъ выдѣляемые клѣтками продукты обмѣна быть можетъ дѣйствуютъ на осязательные диски и пластинки, какъ раздражители. Если это предположеніе вѣрно, то въ такомъ случаѣ мы будемъ имѣть передъ собою особаго рода одно - и многоклѣточныя железы съ

[1]) Тома, P. Ueber die Abhängigkeit der Bindegewebsneubildung in der Arterienintima von den mechanischen Bedingungen des Blutumlaufes. II. Das Verhalten der Arterien in Amputationsstümpfen. Virchow's Arch., Bd. 95, 1884.

[2]) Ренэ, Фр. И. Sur l'existence d'un type géant de corpuscule de Pacini. Compt. rend. Soc. biol. Paris, T. 67, 1909.

[3]) Шумахеръ, С. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Lamellenkörperchen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77, H. 3, 1911.

внутренней секреціей; продукты, вырабатываемые ими могутъ оказывать непосредственно дѣйствіе на окончанія чувствительныхъ нервовъ. Въ пользу только что высказаннаго предположенія, между прочимъ, говоритъ то обстоятельство, что Меркелевскія клѣтки имѣютъ эпителіальное происхожденіе.

Тѣльца Гербста и Грандри, очевидно необходимы животнымъ въ первые же дни ихъ самостоятельной жизни, такъ какъ развитіе тѣлецъ, согласно наблюденіямъ Шимоновича, начинается уже на 18—19 день насиживанія, и у только что вылупившихся изъ яицъ утятъ и гусятъ, насколько я могъ замѣтить, они являются почти вполнѣ сформированными.

ОБЪЯСНЕНІЯ РИСУНКОВЪ.

Табл. XXV—XXVIII.

Всѣ рисунки исполнены съ помощью рисовальнаго прибора Аббе, при объективахъ микроскопа Цейса [1]).

Значеніе буквъ.

a. — Ретикулярный аппаратъ.
b. — Хондріозомы.
c. — Межклѣточные мостики.
d. — Окошечки въ дискахъ.
e. — Меркелевскія (осязательныя) клѣтки.
f. — Осязательные диски.
g. — Капсулярныя клѣтки.
h. — Мякотныя нервныя волокна.
i. — Осевые цилиндры.
k. — Безмякотныя нервныя вѣточки.

Таблица XXV.

Рис. 1. Свободныя Меркелевскія клѣтки, расположенныя группами. Кожица клюва утки. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4.

Рис. 2. Балка, или тяжъ, составленный изъ свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ и примыкающій къ тѣльцу Грандри. Вдоль балки идетъ довольно широкая изгибающаяся нервная вѣточка, отъ которой отходятъ боковыя вѣточки, оканчивающіяся на поверхности Меркелевскихъ клѣтокъ осязательными пластинками. Кожица клюва утки. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4.

Рис. 3. Типичное тѣльце Грандри, составленное изъ 6-ти Меркелевскихъ клѣтокъ; между послѣдними лежатъ осязательные диски. Сагитальный разрѣзъ. Кожица клюва гуся. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

---

[1]) Рисунки на всѣхъ таблицахъ уменьшены на 1/5.

Рис. 4. Типичное тѣльце Грандри, въ которомъ одна Меркелевская клѣтка лежитъ не по одной оси съ другими. Къ тѣльцу подходитъ мякотное нервное волокно, осевой цилиндръ котораго оканчивается дисками. Сагитальный разрѣзъ. Кожица клюва гуся. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4.

Рис. 5. Тангенціальный (нѣсколько скошенный) разрѣзъ тѣльца Грандри, прошедшій какъ разъ черезъ межклѣточный промежутокъ. Видны отростки, отходящіе отъ капсулярныхъ клѣтокъ и проникающіе въ периферическій поясъ Меркелевской клѣтки, гдѣ они постепенно распадаются на тоненькія ниточки; послѣднія, соединяясь между собою, образуютъ сѣть. На этомъ же рисункѣ виденъ осевой цилиндръ и часть осязательнаго диска. Кожица клюва утки. По способу Унна. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 6. Двѣ капсулярныя клѣтки съ отростками, помѣщающимися въ наружномъ поясѣ Меркелевской клѣтки. Виденъ составъ отростковъ изъ фибриллъ съ лежащими на нихъ хондріозомами. Срисована часть тангенціальнаго разрѣза тѣльца Грандри. Кожица клюва утки. Способъ обработки и увеличеніе такіе же, какъ и на предыдущемъ рисункѣ.

Рис. 7. Тангенціальный разрѣзъ Меркелевской клѣтки, на которомъ ясно выступаютъ двѣ внутриклѣточныхъ сѣти, а именно: въ периферическомъ и внутреннемъ поясахъ клѣточнаго тѣла. Кожица клюва утки. Способъ обработки и увеличеніе тѣ же, что и на предыдущемъ рисункѣ.

Рис. 8. Тангенціальный разрѣзъ Меркелевской клѣтки изъ кожицы клюва утки. Клѣточная капсула нѣсколько отслоилась отъ периферіи Меркелевской клѣтки, при чемъ мѣстами ясно замѣтны какъ капсулярныя клѣтки, такъ и отростки ихъ, внѣдряющіеся въ периферическій поясъ клѣтки. Многіе изъ отростковъ принадлежатъ не попавшимъ въ разрѣзъ капсулярнымъ клѣткамъ болѣе периферическаго—второго ряда. Кожица клюва утки. По способу Унна. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4.

Рис. 9 и 10. Сагитальные разрѣзы тѣлецъ Грандри. Видны мостики, связывающіе Меркелевскія клѣтки. На рис. 9 разрѣзъ прошелъ черезъ среднюю часть тѣльца, а на рис. 10—черезъ периферическую его часть, при чемъ въ обоихъ случаяхъ Меркелевскія клѣтки нѣсколько съежились, вслѣдствіе чего межклѣточные промежутки представляются расширенными, а клѣточная капсула отдѣлилась отъ тѣльца. На обоихъ рисункахъ ясно выступаютъ мостики и отростки, идущіе отъ капсулярныхъ клѣтокъ. Кожица клюва утки. По способу Унна. Апохр. 2 mm., ап. 1.4 комп. ок. 4.

Рис. 11. Тангенціальный разрѣзъ тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки. Видны отростки капсулярныхъ клѣтокъ въ периферическ-

скомъ поясѣ Меркелевской клѣтки и осязательный дискъ. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 12. Сагитальный разрѣзъ тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки. Видны въ клѣткахъ Меркеля хондріозомы и ретикулярные аппараты. По способу Мевеса (импрегнація въ 2% растворѣ осміевой кислоты въ теченіе 4-хъ дней, по Колачеву).

Таблица XXVI.

Рис. 13. Сагитальный разрѣзъ тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки. Въ Меркелевскихъ клѣткахъ видны хондріозомы и ретикулярный аппаратъ. Препаратъ обработанъ такъ же, какъ и представленный на рис. 12. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 14 и 15. Тангенціальные разрѣзы тѣлецъ Грандри изъ кожицы клюва гуся. Въ Меркелевскихъ клѣткахъ видны хондріозомы, расположенныя по ходу нитей внутриклѣточной сѣти въ периферическомъ и среднемъ поясахъ означенныхъ клѣтокъ. Рис. 14 сдѣланъ съ препарата, обработаннаго по способу Мевеса съ импрегнаціей по Колачеву въ 2% растворѣ осміевой кислоты въ теченіе 4-хъ дней. Рис. 15 сдѣланъ съ препарата, обработаннаго по тому же способу, но съ послѣдующимъ возстановленіемъ осмія помощью пирогал. кислоты. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 16. Тангенціальный разрѣзъ тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки, обработанной по способу Шампи и окрашенной по Кулю. Въ Меркелевской клѣткѣ видны хондріозомы, лежащія на нитяхъ сѣти, образуемой развѣтвленіями отростковъ капсулярныхъ клѣтокъ. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Рис. 17. Тангенціальный разрѣзъ тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки. На рисункѣ изображенъ осевой цилиндръ, оканчивающійся большимъ осязательнымъ дискомъ. Болѣе толстыя неврофибриллы, входящія въ составъ послѣдняго, отдаютъ боковыя тонкія фибриллы для образованія сѣти въ данномъ дискѣ и затѣмъ собираются въ одномъ мѣстѣ края диска въ толстый пучекъ; послѣдней выходитъ за край Меркелевской клѣтки и оканчивается новымъ дискомъ въ томъ же тѣльцѣ. Обработка по видоизмѣненному мною [1]) способу Рамонъ-Кахаля. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 12.

Рис. 18, 19, 20 и 21. Тангенціальные разрѣзы тѣлецъ Грандри изъ кожицы клюва утки. На рис. 18, 19 и 20 ясно видно, что какъ дискъ, такъ и трехугольное расширеніе, которымъ онъ начинается, составлены изъ довольно широкопетлистой сѣти невро-

[1]) См. „Русскій Архивъ Анат., Гистол. и Эмбріологіи", Т. I, вып. 1, стр. 184, 1916.

фибриллъ; промежутки въ этой сѣти заняты узкопетлистой сѣточкой. Первая образована пучками неврофибриллъ, вторая же—отдѣльными неврофибриллами или тончайшими пучечками ихъ. На рис. 19 импрегнирована серебромъ преимущественно широкопетлистая сѣть диска, а на рис. 21 представленъ овальной формы дискъ съ частью осевого цилиндра. Далѣе, на томъ же рисункѣ видно, какъ многіе изъ пучковъ неврофибриллъ, начиная отъ мѣста развѣтвленія осевого цилиндра, направляются непрерывно къ противоположному полюсу диска, постепенно сближаются и, наконецъ, даютъ начало новой вѣточкѣ. Послѣдняя выходитъ за предѣлы даннаго тѣльца Грандри и оканчивается въ другомъ тѣльцѣ. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12.

Таблица XXVII.

Рис. 22, 23, (A, B и C), 24 . . . . . 31, 32 и 33. Различныя особенности въ способахъ образованія и въ формѣ осязательныхъ дисковъ, подробно описанныя въ текстѣ. На рис. 23 A видно, какъ отъ диска одного тѣльца Грандри отходятъ три вѣточки (1, 2, 3). Изъ нихъ одна (1) направляется къ другому тѣльцу и, раздѣлившись вилообразно, оканчивается въ немъ (A и B) двумя дисками; остальныя вѣточки (A 2 и 3) выходятъ за край одной изъ клѣтокъ даннаго тѣльца и, обогнувъ его, оканчиваются дисками въ другой межклѣточной щели того-же тѣльца (C, 2 и 3). Всѣ препараты обработаны по способу Гольджи и взяты изъ кожицы клюва утки. Рис. 22 срисованъ при объективѣ апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 8, рис. 23, 28, 30, 31, 32 и 33 сдѣланы при томъ же объективѣ и комп. ок. 12, а всѣ остальные — при апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 4.

Таблица XXVIII.

Рис. 34, 35, 36, 37 и 38. Различные какъ болѣе простые, такъ и сложные способы образованія новыхъ осязательныхъ дисковъ изъ таковыхъ же, уже существующихъ. На рис. 38 видно, какъ вѣточка, начинающаяся отъ диска одного изъ тѣлецъ Грандри, распадается на цѣлый рядъ вѣточекъ, оканчивающихся на поверхности свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ. Рисунки сдѣланы съ препаратовъ, обработанныхъ по способу Гольджи. Рис. 35 и 38 срисованы съ препаратовъ кожицы клюва гуся, а остальные—съ таковыхъ же утки. Рис. 34 и 38 сняты при объективѣ апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 12, остальные — при апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4.

Рис. 39, 40 и 41. Развѣтвленія осевыхъ цилиндровъ, оканчивающіяся различной формы осязательными пластинками на поверхности свободныхъ Меркелевскихъ клѣтокъ. Кожица клюва гуся.

По способу Гольджи. Рис. 39 и 40 сдѣланы при помощи объектива апохр. 2 mm., ап. 1.4, комп. ок. 4, а рис. 41—при томъ же объективѣ съ комп. ок. 12.

Рис. 42. Сложное тѣльце Грандри изъ кожицы клюва утки. По способу Гольджи. Апохр. 2 mm., ап. 1.30, комп. ок. 8.

Рис. 43 и 44. Тѣльца Грандри изъ кожицы клюва утки. На рис. 43 изображено сплетеніе симпатическихъ нервныхъ волоконъ, окружающее тѣльце, а на рис. 44—отходящія отъ этого сплетенія вѣточки, оканчивающіяся различной формы расширеніями въ клѣточной капсулѣ. По способу Годьджи. Апохр. 2 mm. ап. 1.30, комп. ок. 4.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Botezat, E. Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. Biolog. Centralblatt, Bd. XXIV, № 21—22, 1904.
2. — Die fibrilläre Struktur von Nervenendapparaten in Hautgebilden. Anat. Anz., Bd. XXX, № 13—14, 1907.
3. — Die sensiblen Nervenendapparate in den Hornpapillen der Vögel im Zusammenhang mit Studien zur vergleichenden Morphologie und Physiologie der Sinnesorgane. Anat. Anz., Bd. XXXIV, № 19, 1909.
4. — Die Apparate des Gefühlssinnes der nackten und behaarten Säugetierhaut, mit Berücksichtigung des Menschen. Anat. Anz., Bd. 42, № 9/11, 1912.
5. Догель, А. С. Die Nervenendigungen im Tastkörperchen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1891.
6. — Zur Frage über den Bau der Herbst'schen Körperchen und die Methylenblau-Fixierung nach Bethe. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66.1899.
7. — Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugetieren. Anat. Anz., Bd. 10, № 16, 1895.
8. — Die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Körperchen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67. 1900 (совмѣстно съ Вилайненъ).
9. — Über die Nervenendigungen in den Grandry'schen und Herbstschen Körperchen im Zusammenhange mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anz., Bd. 25, 1904.
10. — Der Bau der Spinalganglien des Menschen und der Säugetiere. Jena, 1908.
11. — Zur Frage über den Bau der Kapseln der Vater-Pacinischen und Herbst'schen Körperchen und über das Verhalten der Blutgefässe zu denselben. Folia neuro-biologica, Bd. IV, 1910.
12. Гебергъ, А. Innervation der Gaumenhaut bei Schwimmvögeln. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Physiol., Bd. X, 1893.
13. Grandry, L. Recherches sur la terminaison des nerfs cutanés chez l'homme. Journal de l'Anat. et de la Physiol., VI, 1869.
14. Herbst. Die Pacinischen Körper und ihre Bedeutung. Göttinger Nachrichten, 1848.
15. Hesse. Über die Tastkugeln des Entenschnabels. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1887.

16. Izquierdo. Beiträge zur Kenntnis der sensiblen Nerven. Diss., Strassburg, 1879.
17. Key u. Retzius. Studien i. d. Anatomie des Nervensystems, II, 1876.
18. Krause, W. Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover, 1878.
19. — Die Nervenendigung in den Tastkörperchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1881.
20. Merkel, Fr. Tastzellen u. Tastkörperchen bei den Säugetieren und beim Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XI, 1875.
21. — Tastzellen der Ente. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XV, 1878.
22. Новикъ, E. Zur Frage von dem Bau der Tastzellen in den Grandry'schen Körperchen. Anat. Anz., Bd. XXXIV, № 8/10, 1900.
23. Ranvier, L. Traité technique d'Histologie, 2-e éd., Paris, 1889.
24. Ruffini, A. Le fibrille nervose ultraterminali nella terminazioni nervose di senso e la teoria dell neurone. Revista di pathologia nervosa e mentale. Firenze, 1900.
25. Sala, G. Über den innersten Bau der Herbstschen Körperchen. Anat. Anz., Bd. XIX, № 23—24, 1901.
26. Sfameni, P. Di una particolare reticella nervosa amielinica essistente di corpuscoli del Grandry. Torino, 1900.
27. Szymonowicz, L. Ueber den Bau und Entwickelung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVIII, 1895.
28. Тимофеевъ. Über eine besondere Art von eingekapselten Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen bei Säugetieren. Anat. Anz., Bd. XI, 1895.
29. Van-de-Velde, E. Die fibrilläre Struktur in den Nervenendorganen der Vögel und Säugetiere. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
30. — Die fibrilläre Struktur der Nervenendorgane. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XXVI, № 7/9, 1909.

Концевые нервные аппараты во влагалищѣ человѣка и млекопитающихъ.

Прозекторъ *В. Мартыновъ.*

(Изъ Гистологической лабораторіи Петроградскаго Женскаго Медицинскаго Института).

Табл. XXIX.

„Влагалище мало чувствительно“ — таково создавшееся у большинства гинекологовъ и акушеровъ представленіе, къ которому они пришли на основаніи повседневной практики. Казалось, что подобный взглядъ находилъ себѣ подтвержденіе и вполнѣ совпадалъ съ существующими въ гистологической литературѣ изслѣдованіями концевыхъ нервныхъ аппаратовъ влагалища; дѣйствительно, большинство авторовъ, изучавшихъ этотъ вопросъ, отмѣчаетъ крайнюю скудость концевыхъ нервныхъ аппаратовъ въ этомъ органѣ. Для примѣра приведу выводъ, къ которому пришелъ Вортманъ (1906) въ своей работѣ о концевыхъ нервныхъ аппаратахъ клитора и влагалища; онъ сравниваетъ между собой названные органы и приходитъ къ заключенію, что клиторъ и влагалище, въ смыслѣ иннерваціи, какъ бы представляютъ изъ себя два противоположныхъ полюса: насколько богато снабженъ нервными аппаратами клиторъ, настолько бѣдно ими влагалище. Работа Вортмана, между прочимъ, является одной изъ послѣднихъ по времени работъ, посвященныхъ этому вопросу.

Въ дѣйствительности же, хотя современное состояніе нашихъ знаній о концевыхъ нервныхъ аппаратахъ жен-

скихъ половыхъ органовъ, въ общемъ, и можно считать удовлетворительнымъ, однако, не всѣ отдѣлы полового аппарата изслѣдованы въ одинаковой степени. Наиболѣе полно изучены аппараты наружныхъ женскихъ половыхъ органовъ: клиторъ, большія и малыя губы, отчасти матка и яичники. Относительно же нервныхъ окончаній влагалища мы не можемъ сказать пока, по моему мнѣнію, ничего опредѣленнаго, а между тѣмъ этотъ вопросъ представляетъ довольно большой интересъ для акушера и гинеколога. Точно также выясненіе этого обстоятельства было бы важно и для рѣшенія чисто физіологическихъ вопросовъ какъ-то: роль влагалища во время полового акта, родовъ и т. д.

Всѣ эти соображенія и заставили меня приступить къ изслѣдованію нервныхъ аппаратовъ влагалища.

Литературныя данныя.

Большинство авторовъ, занимавшихся изученіемъ иннервації женскаго полового аппарата, избирало объектомъ своихъ изслѣдованій всю группу органовъ данной системы, а не отдѣльныя части ея. Вотъ причина, почему описаніе концевыхъ нервныхъ аппаратовъ влагалища встрѣчается въ работахъ, относящихся къ иннервации клитора, наружныхъ половыхъ органовъ, матки и т. д. [А. Краузе (1858—1881), Фингеръ (1866), Ретціусъ (1890) и др.].

Начало изученію концевыхъ нервныхъ аппаратовъ женскихъ половыхъ органовъ положилъ Краузе, который впервые въ 1858 году изслѣдовалъ, съ помощью самыхъ элементарныхъ пріемовъ, окончанія нервныхъ волоконъ въ головкѣ полового члена и клитора человѣка, а также нѣкоторыхъ животныхъ, и описалъ заложенныя здѣсь концевыя колбы.

Эта работа дала толчекъ цѣлому ряду работъ въ этой области какъ самаго Краузе, такъ и его учениковъ и другихъ изслѣдователей, и нѣсколько лѣтъ спустя, а именно въ 1865 году, мы встрѣчаемся въ работѣ Краузе, произведенной имъ совмѣстно съ Полле (1865), съ указаніемъ

на нервные аппараты въ стѣнкѣ влагалища кролика. Изслѣдованію было подвергнуто влагалище не на всемъ протяженіи, а только въ той части его, которая непосредственно прилегаетъ къ клитору. Здѣсь авторамъ удалось наблюдать двоякаго рода концевые нервные аппараты—цилиндрическія колбы, заложенныя въ слизистой оболочкѣ влагалища, и Фатеръ-Пачиніевы тѣльца въ болѣе глубокихъ слояхъ.

Подобные же аппараты (колбы) видѣлъ и описалъ въ нижней части стѣнки влагалища (у входа) Бензе (1868).

Дальнѣйшія изслѣдованія, произведенныя съ помощью уже болѣе усовершенствованныхъ методовъ, не дали особыхъ результатовъ. Такъ, напр., Хршчоновичу (1871) при помощи хлористаго золота удалось во влагалищѣ кролика и собаки окрасить субэпителіальную нервную сѣть, состоящую изъ тонкихъ безмякотныхъ нервныхъ волоконъ; ему же удалось наблюдать какъ отъ этой сѣти отходятъ тончайшія нервныя ниточки, проникающія въ эпителій и тамъ вѣтвящіяся между клѣтками. Кромѣ того, благодаря окраскѣ золотомъ, имъ были замѣчены рѣзко выступавшія среди эпителія особыя образованія, похожія на клѣтки, описанныя Лангергансомъ. Установить связь этихъ клѣтокъ съ тончайшими нервными волоконцами авторъ не могъ.

Изъ послѣдующихъ работъ можно упомянуть объ изслѣдованіяхъ Гавронскаго (1894), произведенныхъ съ помощью метода Гольджи и золоченія. Объектомъ изслѣдованія служило влагалище различныхъ животныхъ, а также труповъ новорожденныхъ и куски влагалища женщинъ послѣ colporaphi'и. На основаніи своихъ наблюденій, авторъ описываетъ сѣти нервныхъ нитей среди гладкихъ мышцъ, нервныя клѣтки, расположенныя между подслизистой оболочкой и мышечнымъ слоемъ, и, наконецъ, безмякотныя нервныя ниточки, проникающія въ эпителій и оканчивающіяся въ нижнихъ слояхъ его заостреніями или булавовидными утолщеніями.

Ничего особенно новаго не содержится и въ работѣ Калишера (1894 г.), а также въ появившейся годъ спустя статьѣ Кёстлина (R. Köstlin, 1895). Хотя самъ авторъ

послѣдней, какъ это видно изъ его заявленія, придаетъ своей работѣ громадное значеніе, но на самомъ дѣлѣ, въ ней кромѣ описанія нервныхъ волоконецъ, да соединительнотканныхъ клѣтокъ, нѣтъ ничего.

Очевидно, не былъ счастливѣе въ отношеніи полученныхъ результатовъ и Виндшейдтъ (1895), такъ какъ въ своей работѣ, состоящей изъ анатомической и клинической частей, онъ приводитъ только обзоръ вышедшей до него литературы.

Зато нѣкоторый интересъ представляютъ изслѣдованія Сфамени (1901, 1905). Опираясь на свои наблюденія, этотъ авторъ установилъ, что въ стѣнкѣ влагалища собаки, недалеко отъ области клитора, заложены небольшой величины нервныя тѣльца. Тѣльца эти имѣютъ круглую или овальную форму и расположены довольно глубоко; они лежатъ то изолировано, то по два—три вмѣстѣ и окружены слабо развитой капсулой; внутри ихъ находится зернистое вещество и развѣтвленіе осевого цилиндра, имѣющее форму клубка. Кромѣ этихъ аппаратовъ, авторъ описываетъ еще широкопетлистую сѣть, похожую на безмякотную подсосочковую сѣть, описанную различными изслѣдователями въ кожѣ.

Изъ работъ позднѣйшаго періода я остановлюсь на изслѣдованіяхъ Вортмана (1906), представленныхъ имъ въ видѣ диссертаціи. Наблюденія свои авторъ произвелъ на влагалищѣ лошади и свиньи, при чемъ онъ изучалъ концевые нервные аппараты въ нижней части передней стѣнки влагалища отчасти впереди, отчасти позади orificium urethr'ы. Пользуясь окраской метиленовой синью, автору удалось наблюдать мякотныя нервныя волокна, поднимающіяся изъ глубины къ поверхности, то въ видѣ отдѣльныхъ волоконецъ, то въ видѣ тонкихъ пучковъ. Подъ эпителіемъ нервныя волокна дѣлятся, переплетаются между собой и стелются параллельно поверхности, время отъ времени, отдавая тонкія вѣточки въ эпителій.

Нервное волокно, отдавши въ эпителій массу означенныхъ вѣточекъ, въ концѣ концовъ истончается и проникаетъ въ эпителій. Такіе тонкіе нервные пучечки часто снабжаютъ нервными развѣтвленіями поверхность около

квадратнаго миллиметра. Войдя въ эпителій, потерявшія мякоть волоконца оканчиваются въ немъ различно; въ однихъ случаяхъ они многократно дѣлятся и, постепенно истончаясь, заканчиваются заостреніями, въ другихъ — дѣлятся слабо и заканчиваются пуговчатыми утолщеніями. Рѣже авторъ этотъ могъ наблюдать еще и третій видъ окончаній—это образованія, похожія на сѣть; они возникаютъ черезъ дѣленія волоконецъ, образующихъ въ концѣ концовъ сѣть, которая мало-по-малу собирается снова въ нервное волокно, присоединяющееся къ главному стволу. Вотъ тѣ результаты, которые были достигнуты Вортманомъ. Въ виду того, что одновременно съ этимъ авторъ изучалъ и нервы клитора, гдѣ ему удалось у тѣхъ же животныхъ и при той же окраскѣ получить гораздо большіе результаты, онъ счелъ себя вправѣ, на основаніи своей работы, сдѣлать тотъ выводъ, о которомъ мы говорили выше.

Такимъ образомъ, изъ обзора литературы видно, что объектомъ изслѣдованія служило влагалище животныхъ и, лишь въ единичныхъ случаяхъ, человѣка. Авторы, занимавшіеся этимъ вопросомъ, приходятъ къ заключенію, что влагалище очень бѣдно концевыми нервными аппаратами; и дѣйствительно, у животныхъ, кромѣ концевыхъ колбъ, описанныхъ Краузе еще въ 1865 году, до сихъ поръ съ положительностью больше, въ сущности, ничего и не найдено. Большинство образованій, описанныхъ изслѣдователями за нервныя окончанія въ эпителіи, представляютъ изъ себя, какъ это видно изъ иллюстрирующихъ работы рисунковъ, ни что иное, какъ развѣтвленія нервныхъ волоконецъ въ сосочкахъ собственно слизистой оболочки. Относительно концевыхъ нервныхъ аппаратовъ влагалища человѣка ничего неизвѣстно.

Методы изслѣдованія.

Для изслѣдованія концевыхъ нервныхъ аппаратовъ влагалища я пользовался способомъ прижизненной окраски нервовъ метиленовой синью. Объектомъ моихъ изслѣдованій служило въ большинствѣ случаевъ влагалище чело-

вѣка. Обыкновенно я пользовался лоскутами вагины послѣ операцій, которые получалъ изъ клиники благодаря любезности проф. Ширшова и его ассистентовъ, при чемъ считаю пріятнымъ долгомъ выразить имъ мою искреннюю и глубокую благодарность.

Иногда я изслѣдовалъ также и влагалища, взятыя отъ трупа, но результаты окраски были обычно менѣе удовлетворительны.

Такимъ образомъ, мною была изслѣдована вся слизистая оболочка влагалища, исключая той части ея, которая покрываетъ своды. Въ послѣднее время я пользовался для своихъ изслѣдованій также матеріаломъ отъ животныхъ: лошади, собаки, кошки и кролика.

Изъ полученнаго мною матеріала я обычно приготовлялъ отъ руки срѣзы, которые и окрашивались на предметныхъ стеклахъ, помѣщенныхъ въ чашкѣ Петри; иногда вмѣсто срѣзовъ я пользовался плоскостными препаратами, нанося краску на подслизистую оболочку, обращенную кверху. Для окраски я пользовался, обыкновенно, $^1/_8$—$^1/_{12}$% растворомъ метиленовой сини; продолжительность окраски колебалась отъ $1^1/_2$ до 2 часовъ при температурѣ 37—38°C. По истеченіи этого времени, срѣзы фиксировались 6% растворомъ молибденовокислаго аммонія, промывались водой, обезвоживались, просвѣтлялись и заключались въ дамаръ-лакъ. Правда, окраска удавалась съ большимъ трудомъ и далеко не на всякомъ матеріалѣ, такъ какъ, въ значительной степени, она зависѣла отъ той дезинфекціонной обработки, которой было подвергнуто влагалище передъ операціей, а также и отъ физіологическаго состоянія ткани, но все же полученные результаты можно считать вполнѣ удовлетворительными.

Собственныя наблюденія.

Въ глубокихъ слояхъ подслизистой оболочки заложено довольно крупное сплетеніе, состоящее изъ множества болѣе толстыхъ и болѣе тонкихъ нервныхъ стволиковъ, которые идутъ въ сопровожденіи кровеносныхъ

сосудовъ. Отходящія отъ этого сплетенія по направленію къ поверхности влагалища вѣточки имѣютъ различную толщину и поднимаются въ косомъ или отвѣсномъ направленіи. Толщина вѣточекъ, по мѣрѣ приближенія ихъ къ соединительнотканнымъ сосочкамъ tun. mucos. propr., постепенно уменьшается и, наконецъ, недалеко отъ основанія сосочковъ онѣ образуютъ второе, такъ называемое, поверхностное сплетеніе. На препаратахъ съ удачной окраской нервовъ, непосредственно подъ эпителіальными валиками, можно замѣтить еще сплетеніе изъ тонкихъ, по большей части безмякотныхъ волоконъ. Это сплетеніе соотвѣтствуетъ подсосочковой сѣти безмякотныхъ волоконъ, описанной изслѣдователями въ другихъ органахъ (Догель, 1893—1905; Руффини, 1905). Образуется оно отчасти волокнами и пучками волоконъ, выходящими изъ сосочка, отчасти же тѣми тоненькими вѣточками, которыя отдаютъ нервныя волокна на пути къ сосочку.

Кромѣ означенныхъ нервныхъ сплетеній, какъ въ болѣе поверхностныхъ, такъ и въ болѣе глубокихъ слояхъ подслизистой оболочки встрѣчаются большей или меньшей величины симпатическіе ганглій.

Нервныя волокна, входящія въ составъ сплетеній, принадлежатъ къ мякотнымъ и безмякотнымъ волокнамъ, при чемъ первыя являются преобладающими. Безмякотныя нервныя волокна направляются, главнымъ образомъ, къ кровеноснымъ сосудамъ, мякотныя же, выйдя изъ нервнаго стволика, повторно дѣлятся на своемъ пути и заканчиваются то свободными, то инкапсулированными аппаратами, расположенными въ различныхъ слояхъ слизистой и подслизистой оболочекъ влагалища; нѣкоторыя изъ нихъ направляются къ эпителію и проникаютъ въ него. Къ описанію всѣхъ этихъ аппаратовъ я теперь и перехожу.

Окончанія нервовъ въ эпителіи.

Концевыя нервныя развѣтвленія въ эпителіи влагалища, по существу, ни чѣмъ не отличаются отъ описанныхъ уже различными авторами окончаній нервовъ въ эпидермисѣ кожи, въ эпителіи соска, слизистыхъ оболо-

чекъ и т. д. Здѣсь, повидимому, имѣются только одного рода концевые аппараты—это, такъ называемыя, интраэпителіальныя нервныя волокна. Окраска ихъ и здѣсь представляетъ такія же трудности, какъ и въ другихъ мѣстахъ. На болѣе удачно окрашенныхъ препаратахъ можно было подмѣтить, что отдѣльныя тонкія безмякотныя волоконца подходятъ къ эпителію, проникаютъ въ него и поднимаются вертикально къ поверхности, изгибаясь въ незначительной степени и отдавая на пути одну, двѣ боковыя вѣточки.

Осязательныхъ клѣтокъ Меркеля мнѣ не удалось здѣсь наблюдать никогда, несмотря на сравнительно большое количество использованнаго мною матеріала.

Окончаніе нервовъ въ соединительной ткани.

1. Неинкапсулированные нервные аппараты. Сюда относятся: 1) внутрисосочковыя окончанія въ видѣ петлевидно изогнутыхъ пучковъ и сѣтевидныхъ нитей, 2) нервные клубочки, расположенные въ слизистой и подслизистой оболочкахъ, 3) древовидныя развѣтвленія и 4) аппараты Руффини.

Внутрисосочковыя окончанія въ видѣ петлевидно изогнутыхъ пучковъ и сѣти нервныхъ нитей (рис. 3). Аппараты эти вполнѣ сходны съ тѣми, которые были описаны А. Догелемъ, Руффини и др. въ кожѣ человѣка, и мною (1913) въ соскѣ человѣка и млекопитающихъ и т. д. Мякотныя волокна, принимающія участіе въ образованіи ихъ, теряютъ міэлиновую оболочку на различномъ разстояніи отъ сосочковъ; меньшая часть ихъ достигаетъ сосочковъ въ видѣ мякотныхъ волоконъ, большинство же лишается міэлиновой оболочки, почти непосредственно послѣ отхожденія отъ поверхностнаго сплетенія, и направляется къ сосочкамъ въ видѣ безмякотныхъ волоконъ. Въ каждый сосочекъ лишь въ рѣдкихъ случаяхъ заходитъ одно волокно, чаще же всего 2—3 или даже большее количество волоконъ, образующихъ какъ бы маленькій нервный стволикъ. Вступивъ въ сосочекъ, отдѣльное волокно или совокупность таковыхъ

распадаются на большое количество вѣточекъ, которыя направляются къ верхушкѣ сосочка. На своемъ пути волокна неоднократно дѣлятся, различнымъ образомъ извиваются и связываются другъ съ другомъ въ петли. Многократно извиваясь и соединяясь, волокна образуютъ въ сосочкѣ довольно густую сѣть.

Неинкапсулированные нервные клубочки (рис. 3 и 4) бываютъ разнообразной величины и формы. Иногда они образованы однимъ нервнымъ волокномъ, иногда—двумя, но бываютъ случаи, какъ это видно изъ рис. 3, когда въ образованіи клубочка участвуетъ большое количество входящихъ съ разныхъ сторонъ нервныхъ вѣточекъ. Нити, составляющія клубочки, представляются очень тонкими и усажены варикозностями круглой или овальной формы. Нервные клубочки встрѣчаются какъ въ самихъ сосочкахъ, такъ равно и въ болѣе глубокихъ слояхъ слизистой и подслизистой оболочекъ.

Древовидные концевые аппараты (рис. 1) встрѣчаются какъ въ слизистой, такъ и въ подслизистой оболочкахъ. Не останавливаясь на описаніи строенія этихъ аппаратовъ, такъ какъ они уже не разъ служили объектомъ изслѣдованія различныхъ авторовъ, я хотѣлъ бы здѣсь отмѣтить только ихъ большую величину и количество. Послѣднее особенно рельефно выступаетъ на плоскостныхъ препаратахъ, гдѣ въ одномъ полѣ зрѣнія при маломъ увеличеніи можно насчитать до пяти и болѣе хорошо развитыхъ аппаратовъ.

Аппараты Руффини (рис. 2) встрѣчаются въ значительномъ количествѣ и расположены исключительно въ подслизистой оболочкѣ. Они и здѣсь ничѣмъ не отличаются отъ подобныхъ же аппаратовъ, описанныхъ въ другихъ органахъ. Оболочки они не имѣютъ и, по строенію, представляютъ собой только болѣе сложную форму древовидныхъ развѣтвленій. Къ аппарату подходятъ 1—2 или 3 мякотныхъ волокна, которыя на своемъ пути дѣлятся и теряютъ мякотную и шванновскую оболочки; послѣ этого осевые цилиндры распадаются на нѣсколько вѣточекъ, которыя различнымъ образомъ извиваются и вновь повторно дѣлятся. Всѣ получившіяся отъ дѣленія

BOSTON
DEC 29 1962
MEDICAL LIBRARY

вѣточки перепутываются и переплетаются другъ съ другомъ, извиваются въ различныхъ направленіяхъ и соединяются между собою, образуя концевое развѣтвленіе, занимающее большую или меньшую площадь. Вѣточки, входящія въ составъ аппарата, являются усаженными различной величины и формы утолщеніями.

II. Инкапсулированные нервные аппараты. Сюда относятся: 1) инкапсулированные нервные клубочки и, такъ называемыя, генитальныя тѣльца и 2) Фатеръ-Пачиніевы тѣльца (у кошекъ).

Инкапсулированные нервные клубочки и генитальныя тѣльца (рис. 5, 6 и 7). Аппараты этого рода встрѣчаются въ довольно большомъ количествѣ какъ въ слизистой, такъ, въ особенности, и въ подслизистой оболочкахъ. Они, въ большинствѣ случаевъ, имѣютъ круглую или овальную форму и различную величину. Каждое тѣльце окружено тонкой соединительнотканной оболочкой, проникающей, какъ это видно на нѣкоторыхъ препаратахъ, внутрь тѣльца и разбивающей его на дольки. Обыкновенно къ каждому тѣльцу подходитъ одно, а иногда и нѣсколько толстыхъ мякотныхъ нервныхъ волоконъ. Достигнувъ тѣльца, волокна, какъ это бываетъ въ аппаратахъ меньшей величины, теряютъ мякотную оболочку и, войдя, въ такъ называемую внутреннюю колбу, дѣлятся на 2—3 вѣточки, которыя благодаря дальнѣйшему дѣленію, въ концѣ концовъ, образуютъ либо одинъ, либо нѣсколько отдѣльныхъ клубковъ. Въ тѣльцахъ большей величины можно наблюдать, что мякотное волокно, войдя въ тѣльце и не теряя мякотной оболочки, начинаетъ повторно дѣлиться, при чемъ получившіяся отъ этого дѣленія вѣточки, оставаясь мякотными, извиваются въ различныхъ плоскостяхъ, прилегая къ внутренней поверхности соединительнотканной капсулы; далѣе, онѣ теряютъ міэлиновую оболочку и, распадаясь на все болѣе и болѣе тонкія ниточки, образуютъ клубокъ, составленный изъ множества, связанныхъ другъ съ другомъ и перепутанныхъ между собой вѣточекъ и нитей, имѣющихъ различную толщину. Обыкновенно, какъ на мѣстахъ дѣленія вѣточекъ, такъ равно и на остальномъ ихъ протяженіи,

располагаются различной величины и формы вздутія. Среди тѣлецъ послѣдняго рода, т. е. болѣе крупныхъ, довольно часто можно встрѣтить аппараты, въ которыхъ мякотныя волокна, прежде чѣмъ проникнуть внутрь тѣльца, обвиваютъ его съ периферіи и затѣмъ только уже проникаютъ внутрь.

Клубочки двухъ послѣднихъ типовъ напоминаютъ собой описанные различными изслѣдователями, такъ называемыя, генитальныя тѣльца. Послѣднія, дѣйствительно, похожи на инкапсулированные клубочки, но имѣютъ, по моему мнѣнію, и нѣкоторые отличительные признаки, къ которымъ можно отнести, во-первыхъ, ихъ болѣе крупные размѣры, а, во-вторыхъ, въ нихъ можно подмѣтить нѣкоторую особенность въ расположеніи и развѣтвленіи нервнаго волокна, а именно: подходящія нервныя волокна передъ образованіемъ клубка изъ нервныхъ нитей, не теряя мякоти, образуютъ сплетеніе изъ довольно толстыхъ мякотныхъ нервныхъ волоконъ, то находящееся только внутри тѣльца, непосредственно подъ капсулой, то какъ подъ капсулой, такъ и на ея периферіи.

Во всѣхъ описанныхъ инкапсулированныхъ нервныхъ клубочкахъ оканчиваются лишь одного рода нервныя волокна, и, не смотря на очень полную окраску, полученную мною на многихъ препаратахъ, никогда волоконъ второго рода (болѣе тонкаго) наблюдать не пришлось.

Вотъ, въ сущности, всѣ тѣ нервные аппараты, которые мнѣ удалось найти у человѣка.

У всѣхъ изслѣдованныхъ мною животныхъ концевые нервные аппараты оказались совершенно аналогичными аппаратамъ, найденнымъ у человѣка, а у кошки, кромѣ того, я наблюдалъ еще и Фатеръ-Пачиніевы тѣльца, заложенныя въ подслизистой оболочкѣ.

Заключеніе.

Такимъ образомъ, на основаніи своихъ изслѣдованій, относительно концевыхъ нервныхъ аппаратовъ влагалища я прихожу къ инымъ выводамъ, чѣмъ Вортманъ въ своей диссертаціи. Послѣдній, опираясь на свои изслѣдо-

ванія, полагалъ, что половое возбужденіе нельзя приписывать слизистой оболочкѣ влагалища. Соотвѣтственно закону специфической энергіи, мы, по мнѣнію указаннаго автора, для каждаго вида ощущенія должны принять изолированный проводящій путь, т. е. нервное волокно; ничтожное же количество нервныхъ элементовъ, находящихся въ слизистой оболочкѣ влагалища, можетъ обслуживать только самыя необходимыя чувствительныя впечатлѣнія, а потому локализацію полового чувства можно предполагать скорѣе въ другомъ мѣстѣ, а именно, въ головкѣ клитора; на это указываетъ громадное количество заложенныхъ тамъ нервовъ. Подобный выводъ, по мнѣнію автора, правиленъ и съ точки зрѣнія цѣлесообразности, такъ какъ органъ, подвергающійся во время родовъ грубымъ механическимъ воздѣйствіямъ, не можетъ служить органомъ особыхъ чувственныхъ воспріятій. Къ другому выводу Вортманъ и не могъ придти, такъ какъ, изслѣдуя нервныя окончанія клитора и влагалища, онъ получилъ въ клиторѣ сравнительно большое количество ихъ, во влагалищѣ же ему удалось получить очень немногое. На основаніи своихъ наблюденій я прихожу къ тому заключенію, что влагалище, по крайней мѣрѣ, его слизистая оболочка до уровня шейки матки, снабжено нервами въ довольно большомъ количествѣ, и мнѣ думается, что оно принимаетъ извѣстное участіе въ половомъ чувствѣ, такъ какъ въ достаточномъ количествѣ заключаетъ въ себѣ различные нервные аппараты, отчасти тождественные и съ аппаратами клитора. Это, однако, предположеніе только a priori, точное же установленіе функцій влагалища относится къ области физіологіи, а, можетъ быть, и патологической анатоміи.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XXIX.

Рис. 1. Древовидный аппаратъ изъ подслизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. C., oc. III Цейса.

Рис. 2. Аппаратъ Ruffini изъ подслизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. II Цейса.

Рис. 3. Петлевидно изогнутые внутрисосочковые пучки и сѣти нервныхъ нитей и неинкапсулированный клубочекъ, находящіеся въ сосочкѣ слизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. II Цейса.

Рис. 4. Неинкапсулированный нервный клубочекъ изъ собственно слизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. III Цейса.

Рис. 5. Инкапсулированный нервный клубочекъ изъ подслизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. II Цейса.

Рис. 6. Инкапсулированный нервный клубочекъ изъ подслизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. III Цейса.

Рис. 7. Инкапсулированный нервный клубочекъ, такъ называемое, генитальное тѣльце, изъ подслизистой оболочки влагалища человѣка. Obj. E., oc. II Цейса.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Бенз'е (Bense, W.) 1868. Ueber Nervenendigungen in den Geschlechtsorganen. Zeitsch. für rat. Med. Bd. 33.

2. Виндшейдтъ (Windscheidt, F.). 1895. Nervenendigungen in den weiblichen Genitalien. Anatomisches und klinisches Sammelreferat, Monatsschr. für Geburtsh. und Gynäk. Bd. I.

3. Вортманъ (Worthmann, F.). 1906. Beiträge zur Kenntniss der Nervenausbreitung in Clitoris und Vagina. Arch. für mikr. Anat. Bd. 68. Inaug. Diss.

4. Гавронскій (Gawronsky, N., von.). 1894. Ueber Verbreitung und Endigung der Nerven in den weiblichen Genitalien. Arch. f. Gynäkol. Bd. 47, H. 2.

5. Догель, А. С. 1893. Die Nervenendigungen in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.

6. — 1903. Ueber die Nervenendapparate in der Haut des Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75.

7. — 1903. Концевые нервные аппараты въ кожѣ человѣка. Записки Императорской Академіи Наукъ, т. 14.

8. — 1905. Die fibriliäre Bau der Nervenendapparate in der Haut des Menschen und der Säugetiere und die Neuronentheorie. Anat. Anz. Bd. 27.

9. — 1905. Фибриллярное строеніе концевыхъ нервныхъ аппаратовъ въ кожѣ человѣка и животныхъ и теорія невроновъ. Записки Императорской Академіи Наукъ, т. 17.

10. Калишеръ (Kalischer, O.). 1894. Ueber die Nerven der Harnblase, des Uterus und der Vagina. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch.

11. Кёстлинъ (Köstlin, K.). 1895. Die Nervenendigungen in den weiblichen Geschlechtsorganen. Fortschr. d. Med. Bd. 12,

12. Краузе (Krause, A.). 1858. Ueber Nervenendigungen. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 5.

13. — 1860. Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Zeitschr. f. rat. Med.

14. — 1866. Ueber die Nervenendigung in der Clitoris. Göttinger Nachrichten 21; IV.

15. — 1866. Ueber die Nervenendigung in den Geschlechtsorganen. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 28.

16. — 1881. Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19.

17. Мартыновъ, В. 1913. Нервные аппараты въ соскѣ человѣка и млекопитающихъ. Дисс. Петроградъ.

18. Полле (Polle). 1865. Die Nervenverbreitung in den weiblichen Genitalien bei Menschen und Säugetiren. Göttingen.

19. Ретціусъ (Retzius, G.). 1890. Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchens. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 7.

20. Руффини (Ruffini, A.). 1905. Les dispositifs anatomiques de la sensibilité cutanée: sur les expansions nerveuses de la peau. Rev. gén. d'histolog., Lyon—Paris, T. 1, fasc. 3.

21. Сфамени (Sfameni, P.). 1901. Contribution à la connaissance des terminaisons nerveuses dans les organes génitaux externes et dans le mamelon de la femelle. Arch. ital. biol. T. 5.

22. — 1905. Sur les terminaisons nerveuses dans les organes génitaux femelles et sur leur signification morphologique et fonctionelle. Arch. ital. biol., T. 43.

23. Фингеръ (Finger, W.) 1866. Ueber die Endigungen der Wollustnerven. Zeitschr. f. rat. Medic. Bd. 28.

24. Хршчоновичъ (Chrschanovitsch). 1871. Beiträge zur Kenntniss der feineren Nerven der Vaginalschleimhaut. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 63, Wien.

Измѣнчивость и наслѣдственность черепа у млекопитающихъ.

Ю. А. Филипченко,

Приватъ-доцента Петроградскаго Университета.

[Изъ Физіологическаго Отдѣленія Лабораторіи Ветеринарнаго Управленія].

(Продолженіе [1]).

Табл. XXX и XXXI и 1 рис. въ текстѣ.

II.

Наслѣдованіе краніологическихъ особенностей у кроликовъ.

Въ первой части настоящаго изслѣдованія нами была выяснена сущность краніологическихъ различій между породами кроликовъ и другихъ домашнихъ животныхъ. При этомъ оказалось, что особенности строенія черепа у отдѣльныхъ породъ носятъ тотъ же характеръ, какъ и краніологическія различія между близкими видами, т. е. выражаются въ различіи среднихъ величинъ извѣстныхъ признаковъ, своими же крайними членами заходятъ другъ за друга и относятся, такимъ образомъ, къ типу трансгрессивной измѣнчивости. Все различіе между краніологическими особенностями отдѣльныхъ видовъ и породъ сводится къ бо̀льшему непостоянству послѣднихъ, что скорѣе всего можетъ быть объяснено постоянными скрещиваніями между отдѣльными породами и отсутствіемъ или чрезвычайной рѣдкостью ихъ между видами. Такимъ

[1]) „Русскій Архивъ Анатоміи, Гистологіи и Эмбріологіи". Томъ I, выпускъ 2. 1916.

образомъ, отъ вопроса объ измѣнчивости черепа мы переходимъ къ вопросу о наслѣдственной передачѣ краніологическихъ особенностей, являющемуся главной задачей настоящаго изслѣдованія.

Для разрѣшенія этого вопроса чисто опытнымъ путемъ я остановился на кроликѣ, какъ на наиболѣе удобномъ объектѣ. Скрещиванія различныхъ породъ послѣдняго были поставлены мною въ Физіологическомъ Отдѣленіи Лабораторіи Ветеринарнаго Управленія, при чемъ эти опыты, начавшись весною 1914 года, были закончены лѣтомъ 1916 года. За возможность провести ихъ надлежащимъ образомъ считаю своимъ пріятнымъ долгомъ выразить здѣсь мою искреннюю благодарность завѣдующему Физіологическимъ Отдѣленіемъ И. И. Иванову.

Опыты скрещиванія.

Основнымъ условіемъ для выясненія способа наслѣдованія какой бы то ни было особенности является скрещиваніе различныхъ въ этомъ отношеніи особей и полученіе отъ нихъ по меньшей мѣрѣ двухъ поколѣній гибридовъ. Къ этому главному условію общаго характера должно быть прибавлено въ нашемъ случаѣ и еще одно спеціальное, вытекающее изъ всего того, что мы установили раньше о сущности краніологическихъ различій между породами. Разъ послѣднія сводятся къ различію среднихъ величинъ, мы должны имѣть дѣло при скрещиваніи не съ особенностями той или иной особи, а со средней особенностью если не всей породы (которую установить довольно трудно), то той или иной семьи—„кровной линіи“, на языкѣ современнаго ученія о наслѣдственности [1]).

Изъ этихъ двухъ условій ясна и идеальная постановка опытовъ скрещиванія для разрѣшенія интересующаго насъ вопроса. Очевидно, выбравъ извѣстное число производителей, каждая пара которыхъ будетъ служить

[1]) Терминъ этотъ (blood lines) предложенъ Пирлемъ (5) и аналогиченъ понятію „чистыхъ линій“ (reine Linien) Іоганнсена у самооплодотворяющихся организмовъ, но приложимъ именно тамъ, гдѣ, какъ у большинства животныхъ, отсутствуетъ именно послѣднее условіе.

въ нашемъ опытѣ представителями той или иной породы; мы не можемъ ограничиться скрещиваніемъ другъ съ другомъ лишь представителей различныхъ породъ. Напротивъ, одновременно съ этимъ пара кроликовъ каждой породы должна быть скрещена другъ съ другомъ и отъ нея должно быть получено чистокровное потомство, по возможности въ бо̀льшемъ числѣ экземпляровъ, чтобы по черепамъ не только производителей, но и ихъ чистопородныхъ дѣтей можно было бы составить себѣ ясное представленіе о краніологическихъ особенностяхъ данной кровной линіи. Только располагая этими данными, можно правильно судить о характерѣ перваго и второго поколѣнія гибридовъ, ведущихъ свое происхожденіе отъ подобныхъ чистокровныхъ производителей, но скрещенныхъ такъ, что представитель одной породы смѣшивается съ представителемъ другой.

Таковы идеальныя условія постановки опытовъ скрещиванія для выясненія вопроса о наслѣдственной передачѣ краніологическихъ особенностей. Однако мнѣ пришлось работать въ условіяхъ извѣстнаго мѣста и времени (при томъ военнаго—можно отмѣтить въ скобкахъ), и это не могло не наложить извѣстнаго отпечатка на всю работу. Въ результатѣ я долженъ былъ ограничиться проведеніемъ опыта только на 100 животныхъ—числѣ достаточно большомъ въ условіяхъ чисто лабораторной работы, но, конечно, не особенно значительномъ съ точки зрѣнія требованій современной генетики. По той же причинѣ пришлось отказаться отъ полученія третьяго поколѣнія гибридовъ и ограничиться лишь безусловно необходимыми двумя. Чистыхъ формъ отъ служившихъ для скрещиванія производителей было получено также не особенно много. За всѣмъ тѣмъ, какъ мы дальше увидимъ, и по черепамъ 100 опытныхъ экземпляровъ можно было сдѣлать нѣкоторые интересные выводы о наслѣдственности черепа при скрещиваніи различныхъ породъ.

Въ качествѣ послѣднихъ я остановился на фландрахъ, ангорскихъ, серебристыхъ-богатыхъ, русскихъ и польскихъ кроликахъ. Центральное положеніе въ опытѣ занимали представители трехъ породъ: ангорской, сере-

бристой и русской, довольно близкихъ другъ къ другу какъ по своей общей величинѣ, такъ и по величинѣ черепа, что представляетъ большое удобство. Для каждой изъ этихъ породъ мною были пріобрѣтены по два безусловно надежныхъ и породистыхъ производителя [1]), которые были скрещены разъ между собою для полученія чистаго потомства и одинъ разъ другъ съ другомъ для полученія помѣсей, а отъ нихъ было получено черезъ годъ и второе поколѣніе гибридовъ.

Что касается до двухъ другихъ породъ—фландровъ и польскихъ, первые изъ которыхъ значительно больше по своей величинѣ, а вторые меньше представителей трехъ первыхъ породъ, то здѣсь идеальныя условія опыта были соблюдены значительно меньше. Изъ фландровъ я успѣлъ пріобрѣсти только самца, который былъ скрещенъ съ серебристой самкой и вскорѣ палъ, такъ что для него не удалось пріобрѣсти чистокровной самки фландрской породы и получить отъ нихъ чистокровное же потомство. Чтобы поправить нѣсколько дѣло, я пріобрѣлъ въ томъ же хозяйствѣ, гдѣ былъ купленъ этотъ самецъ фландръ [2]), пару молодыхъ крольчатъ, происходившихъ отъ него и отъ чистокровной же самки-фландры, черепа которыхъ также были изслѣдованы по достиженіи ими взрослаго возраста но, конечно, фактъ ихъ рожденія именно отъ даннаго самца остается всецѣло на совѣсти того лица, которое продало мнѣ этихъ кроликовъ. Что касается, наконецъ, до польскихъ кроликовъ, то въ моемъ распоряженіи были только двѣ самки этой породы, полученныя безплатно изъ разсадника Русскаго Общества Птицеводства, и за неимѣніемъ самца мнѣ не удалось получить отъ нихъ чистокровнаго потомства.

Приведемъ здѣсь же списокъ полученныхъ и изслѣдованныхъ мною чистокровныхъ кроликовъ различныхъ

[1]) Пара ангорскихъ и русскихъ кроликовъ была пріобрѣтена мною на выставкѣ въ Петроградѣ у М. Я. Горбовицина, а пара темносеребристыхъ богатыхъ выписана изъ хозяйства Н. А. Ленгольда въ Пензенской губерніи. Всѣ они происходили отъ заграничныхъ производителей и были очень хороши.

[2]) О. К. Апащиковой въ Петроградѣ. Этотъ фландръ былъ вывезенъ ею изъ Франціи.

породъ съ указаніемъ возраста, въ которомъ черепъ каждаго былъ взятъ для изслѣдованія.

Чистокровные кролики (производители [P] и ихъ потомство [P_1]).

№№				P	P_1
Фландры (B):					
411 ♂	сѣрый	около 2 лѣтъ		1	—
412 ♀	сѣрые—братъ и сестра одного помета—отъ № 411 и чистокровной ♀ фландры	18 мѣс.		—	2
413 ♂		18 „			
Ангорскіе (Ang):					
407 ♀		около 2 лѣтъ		2	—
408 ♂		„ 2 „			
448 ♂	дѣти № 407 и № 408	12 мѣс.		—	2
449 ♂		12 „			
Серебристые (Arg):					
409 ♀		около 2 лѣтъ		2	—
410 ♂		„ 2 „			
450 ♀	дѣти № 409 и № 410	12 мѣс.		—	4
451 ♂		11 „			
452 ♂		12 „			
453 ♂		9 „			
Русскіе (R):					
405 ♀		около 3 лѣтъ		2	—
406 ♂		„ 2 „			
443 ♀	дѣти № 405 и № 406	6 мѣс.		—	5
444 ♂		12 „			
445 ♂		12 „			
446 ♂		9 „			
447 ♂		15 „			
Польскіе (P):					
403 ♀		около 2 лѣтъ		2	—
404 ♀		„ 2 „			
				9	13

Слѣдуетъ отмѣтить, что въ черепѣ № 451 наблюдалась односторонняя деформація мозгового отдѣла, осо-

бенно замѣтная при разсматриваніи его снизу (см. рис. I). Это не могло, конечно, не отразиться на нѣкоторыхъ промѣрахъ, почему измѣренія, сдѣланныя на этомъ черепѣ, не принимались въ расчетъ при выводѣ среднихъ (см. таблицу 1), точно такъ же какъ и промѣры № 443, принад-

A *B*

Рис. 1.

Черепа: A — нормальный, B — съ односторонней деформаціей мозгового отдѣла; послѣдній принадлежитъ № 451.

лежавшаго слишкомъ молодому кролику (убитъ 6 мѣсяцевъ отъ роду).

Что касается до помѣсей, то между исходными чистокровными формами было произведено пять различныхъ скрещиваній. Самка серебристой породы (№ 409) была, какъ упомянуто выше, покрыта самцомъ-фландромъ (№ 411), самка ангорской породы (№ 407)—серебристымъ

самцомъ (№ 410), самка русской породы (№ 405)—тѣмъ же серебристымъ самцомъ (№ 410). Изъ двухъ польскихъ самокъ одна (№ 403) была скрещена съ самцомъ ангорской породы (№ 408), другая же (№ 404) принесла два помёта отъ русскаго самца (№ 406). Въ результатѣ этихъ 5 скрещиваній было получено 27 кроликовъ перваго поколѣнія помѣсей, списокъ которыхъ мы приводимъ ниже.

Помѣси перваго поколѣнія (F_1).

№№

1. Между фландромъ и серебристымъ (Arg × B):

418 . . . ♀ сѣрая	дѣти № 409 и № 411	. 14 мѣс.	. . . .	3
419 . . . ♀ темнобурая		. 13 „		
421 . . . ♂ темнобурый		. 12 „		

2. Между ангорскимъ и серебристымъ (Ang × Arg):

427 . . . ♂ темносеребристый	дѣти № 407 и № 410	. 14 мѣс.	. . . .	5
428 . . . ♀ бѣлая		. 12 „		
429 . . . ♂ бѣлый		. 7 „		
430 . . . ♂ „		. 11 „		
431 . . . ♂ „		. 8 „		

3. Между русскимъ и серебристымъ (R × Arg):

422 . . . ♂ черный съ серебристостью	дѣти № 405 и № 410	. 12 мѣс.	. . . .	5
423 . . . ♀ темносеребристая		. 14 „		
424 . . . ♀ „		. 12 „		
425 . . . ♀ русск. типа		. 15 „		
426 . . . ♂ „ „		. 13 „		

4. Между польскимъ и ангорскимъ (P × Ang):

432 . . . ♂ бѣлый	дѣти № 403 и № 408	. 8 мѣс.	. . . .	5
433 . . . ♂ „		. 8 „		
434 . . . ♂ „		. 8 „		
435 . . . ♂ „		. 12 „		
436 . . . ♂ „		. 8 „		

№№

5. Между польскимъ и русскимъ (P × R):

414 . . . ♀	русск. типа		. 15 мѣс.	
415 . . . ♀	„ „		. 10 „	
416 . . . ♂	бѣлый		. 9 „	
417 . . . ♂	русск. типа	дѣти	. 16 „	
437 . . . ♂	„ „	№ 404 и	. 8 „	 9
438 . . . ♂	„ „	№ 406	. 8 „	
439 . . . ♂	бѣлый		. 11 „	
440 . . . ♀	бѣлая		. 13 „	
441 . . . ♀	„		. 8 „	

27

Черепа всѣхъ этихъ формъ носили совершенно нормальный характеръ и были взяты почти у всѣхъ уже по достиженіи ими взрослаго состоянія.

Для полученія второго поколѣнія помѣсей я воспользовался всѣми самками перваго поколѣнія за исключеніемъ двухъ самокъ помѣси между русскимъ и польскимъ кроликомъ, именно № 415 и № 441, которыя были убиты безъ полученія отъ нихъ потомства. Всѣ остальныя самки были покрыты родными братьями изъ одного съ ними помёта и, такимъ образомъ, были произведены слѣдующія скрещиванія:

самки № 418 и № 419 покрыты самцомъ № 421,
самка № 428 покрыта самцомъ № 430,
самки № 423, № 424 и № 425 покрыты самцомъ № 426,
самка № 414 покрыта самцомъ № 417 и
самка № 440 покрыта самцомъ № 439.

Какъ видно изъ приведеннаго выше списка помѣсей перваго поколѣнія, среди гибридовъ между ангорскимъ и серебристымъ кроликомъ имѣлась только одна самка (№ 428, которая и была покрыта братомъ), а среди помѣсей между польской и ангорской породой самокъ не оказалось вовсе. Чтобы восполнить этотъ пробѣлъ, я скрестилъ какъ чистокровную ангорскую самку (№ 407), такъ и чистокровную польскую (№ 403) съ ихъ сыновьями

изъ помѣсей перваго поколѣнія отъ скрещиванія съ другой породой, а именно № 407 была покрыта самцомъ № 430, а № 403—самцомъ № 435. При этомъ были получены тоже помѣси второго поколѣнія, но уже отъ скрещиванія перваго съ исходной формой ($F_1 \times P$)—„тричетвертикровные“ ангорскіе и польскіе кролики, какъ называютъ ихъ заводчики.

Приведемъ списокъ кроликовъ, относящихся ко второму поколѣнію помѣсей, которые были получены въ результатѣ всѣхъ этихъ скрещиваній.

Помѣси второго поколѣнія (F_2 и $F_1 \times P$).

№№				F_2	$F_1 \times P$
1. Между фландромъ и серебристымъ $(Arg \times B)_2$:					
473 . . . ♀	сѣрая	дѣти № 418 и № 421	. . 12 мѣс.	. . 7	—
474 . . . ♂	сѣрый		. . 12 „		
475 . . . ♂	черный		. . 12 „		
476 . . . ♀	голубая [1])	дѣти № 419 и № 421	. . 12 „		
477 . . . ♀	„		. . 12 „		
478 . . . ♂	голубой		. . 7 „		
479 . . . ♂	черный		. . 12 „		
2. Между ангорскимъ и серебристымъ $(Ang \times Arg)_2$ **и** $Ang \times (Ang \times Arg)$:					
467 . . . ♀	ангорск. типа	дѣти № 428 и № 430	. . 13 мѣс.	. . 5	—
468 . . . ♂	„ „		. . 12 „		
469 . . . ♀	бѣлая		. . 12 „		
470 . . . ♀	„		. . 12 „		
471 . . . ♂	бѣлый		. . 7 „		
480 . . . ♀	ангорск. типа	дѣти № 407 и № 430	. . 12 мѣс.	. . —	5
482 . . . ♀	бѣлая		. . 12 „		
483 . . . ♀	„		. . 12 „		
484 . . . ♀	„		. . 12 „		
485 . . . ♀	„		. . 12 „		

[1]) Чрезвычайно интересно появленіе этой окраски, крайне похожей на окраску вѣнскихъ кроликовъ, въ результатѣ скрещиванія сѣраго фландра и серебристаго кролика. Къ сожалѣнію, единственный голубой самецъ (№ 478) заболѣлъ и былъ убитъ 7 мѣсяцевъ отъ роду, почему не удалось выяснить, вполнѣ ли постоянна эта окраска, чего можно во всякомъ случаѣ ожидать a priori.

№№						
3. Между польскимъ и ангорскимъ P × (P × Ang):						
454	♀ бѣлая	дѣти № 403 и № 435	12 мѣс.	. .	—	4
455	♀ „		12 „			
456	♂ бѣлый		12 „			
457	♂ „		12 „			
4. Между русскимъ и серебристымъ $(R \times Arg)_2$:						
458	♂ русск. типа—сынъ № 425 и № 426		12 мѣс.			
459	♂ черный [1])	дѣти № 424 и № 426	12 „	. . 21	—	
460	♂ „		12 „			
462	♀ черная		8 „			
463	♂ черный		12 „			
464	♀ русск. типа		12 „			
465	♂ черный		8 „			
466	♀ русск. типа		12 „			
487	♀ русск. типа	дѣти № 425 и № 426	12 „			
488	♀ „ „		7 „			
489	♂ „ „		10 „			
490	♂ „ „		12 „			
491	♀ „ „		9 „			
492	♂ бѣлый		12 „			
493	♀ русск. типа	дѣти № 423 и № 426	12 „			
494	♂ „ „		12 „			
495	♂ „ „		12 „			
496	♂ черный		12 „			
497	♀ черная		12 „			
498	♀ „		12 „			
499	♀ „		12 „			
5. Между польскимъ и русскимъ $(P \times R)_2$:						
305	♀ бѣлая	дѣти № 440 и № 439	11 мѣс.	. . 6	—	
306	♂ бѣлый		11 „			
307	♂ „		11 „			
308	♀ бѣлая		11 „			
309	♀ русск. типа	дѣти № 414 и № 417	13 мѣс.			
310	♂ бѣлый		12 „			
				39	9	

[1]) У большинства черныхъ большая или меньшая степень серебристости.

Замѣтимъ, что въ черепѣ одного изъ этихъ кроликовъ, именно у № 494, наблюдалась такая же деформація черепа, какъ у № 451 (см. рис. I), почему сдѣланные на немъ промѣры не принимались въ расчетъ при вычисленіи среднихъ (см. таблицу 4).

Въ связи съ этимъ, прежде чѣмъ закончить описаніе опытовъ скрещиванія и списокъ опытныхъ животныхъ, нельзя не сказать двухъ словъ о самомъ больномъ мѣстѣ каждаго физіологическаго изслѣдованія, именно о возможности при этомъ натолкнуться на патологическія отклоненія отъ нормы.—Мы отмѣтили уже наличность односторонней деформаціи черепа у двухъ нашихъ опытныхъ животныхъ, именно у № 451 и № 494; нѣчто подобное можно было подмѣтить еще у 2—3 череповъ, но уже въ столь слабой степени, что у нихъ на различныхъ промѣрахъ черепа (за исключеніемъ одного, о чемъ дальше) такая деформація замѣтно не отражалась. Другихъ патологическихъ особенностей среди изслѣдованныхъ мною череповъ не наблюдалось: правда, нѣкоторые изъ опытныхъ кроликовъ пали сами или были убиты по болѣзни, но въ ихъ черепахъ не удалось обнаружить рѣшительно ничего особеннаго по сравненію съ ихъ сверстниками, почему я не имѣлъ никакихъ основаній исключать эти черепа изъ числа подлежащихъ изслѣдованію.

Другая опасность, которой тоже слѣдовало избѣжать—это возможность принять чисто ювенильныя особенности череповъ нѣкоторыхъ болѣе молодыхъ животныхъ за нѣчто заслуживающее болѣе серьезнаго вниманія. Вопросъ объ ювенильныхъ особенностяхъ черепа у млекопитающихъ заслуживаетъ самостоятельнаго изслѣдованія, но даже и безъ него можно указать на то, что у болѣе молодыхъ экземпляровъ короче лицевой черепъ, длина носа и нёба и т. д. Однако эти отличія быстро сглаживаются съ возрастомъ и у 7—8 мѣсячнаго кролика они становятся уже очень мало замѣтными, если его сравнить въ этомъ отношеніи съ болѣе старыми экземплярами. Вотъ почему у всѣхъ изслѣдованныхъ мною череповъ болѣе молодыхъ опытныхъ животныхъ (7, 8, 9 мѣсяцевъ) если и замѣчались какія-нибудь особенности ювенильнаго

характера, то въ столь слабой степени, что ими легко можно было пренебречь. Исключеніе составляетъ черепъ № 443, о которомъ мы уже упоминали, но его обладатель былъ убитъ 6 мѣсяцевъ отъ роду. Въ виду этого я совсѣмъ не изслѣдовалъ череповъ 3 экземпляровъ второго поколѣнія, не вошедшихъ и въ приведенный выше списокъ (№№ 461, 472 и 481), которые пали также 5—6 мѣсяцевъ отъ роду.

Исходныя формы.

Въ первой части настоящаго изслѣдованія мы установили уже рядъ особенностей, отличающихъ черепа кроликовъ различныхъ породъ другъ отъ друга. Однако въ виду сравнительно малаго количества измѣренныхъ мною череповъ я тогда же отмѣтилъ, что смотрю на эти различія отнюдь не какъ на нѣчто окончательное, устанавливающее краніологическій штандартъ кроликовъ, а лишь какъ на попытку выяснить, какова сущность отличій въ черепѣ у отдѣльныхъ кроличьихъ породъ. Съ этой точки зрѣнія для меня было менѣе важно, дѣйствительно ли справедливы всѣ семь найденныхъ мною характерныхъ индексовъ или же при изслѣдованіи бо́льшаго матеріала часть ихъ придется отбросить и замѣнить какими-нибудь другими.

Въ виду этого я приступилъ къ изслѣдованію череповъ исходныхъ формъ совершенно заново, не считаясь совсѣмъ съ найденными мною раньше различіями, чтобы этимъ путемъ провѣрить, насколько справедливы тѣ характерныя особенности въ черепахъ кроликовъ, которыя были найдены раньше. Для этого на каждомъ изъ череповъ всѣхъ нашихъ 22 чистокровныхъ кроликовъ были сдѣланы по 80 тѣхъ измѣреній, которыя мы установили въ первой части этой работы—они приведены въ на́шей таблицѣ 1. Чтобы не пропустить какого-нибудь характернаго признака, я повторилъ затѣмъ всѣ эти 80 измѣреній и на каждомъ изъ 27 череповъ перваго поколѣнія гибридовъ (см. таблицу 2) и лишь на черепахъ второго поколѣнія ихъ число примѣнявшихся промѣровъ было вдвое меньше

(см. таблицы 3 и 4). Сдѣланныя на черепахъ опытныхъ животныхъ измѣренія были обработаны обычнымъ способомъ, т. е. путемъ вычисленія индексовъ, и среди нихъ удалось обнаружить нѣсколько довольно характерныхъ для различныхъ породъ.

Сюда относится прежде всего отношеніе длины отъ основанія spina palatina до альвеолярнаго пункта (6) къ длинѣ отъ той же точки до середины нижняго края затылочнаго отверстія, т. е. до basion (7). Вычисляя этотъ индексъ для нашихъ чистокровныхъ кроликовъ, имѣемъ [1]):

фландры—104½, 112½, 115,	т. е. рядъ 104½—115 (M=111);
ангорскіе—106, 105, 102½, 109,	т. е. рядъ 102½—109 (M=105½);
серебристые—101, 102½, 113, 113, 100, 103,	т. е. рядъ 100—113 (M=105½);
русскіе—98½, 97½, 100, 98½, 98½, 97½, 97½,	т. е. рядъ 97½—100 (M=98);
польскіе—103, 103,	т. е. рядъ 103 (M=103).

Такимъ образомъ, въ отношеніи этого индекса рѣзко выдѣляются изъ всѣхъ остальныхъ наши русскіе кролики: у нихъ онъ не выше 100—у всѣхъ кромѣ особенно молодого № 443 даже ниже,—представители же остальныхъ породъ характеризуются какъ разъ обратными отношеніями, и величина 100, встрѣчающаяся у нихъ также только одинъ разъ, является здѣсь наименьшей цифрой. Получается обычное для насъ отношеніе двухъ заходящихъ другъ за друга рядовъ трансгрессивной измѣнчивости.

Такой же характеръ носитъ и другой индексъ, именно отношеніе длины foramen incisivum (18) къ большой длинѣ хоанъ, измѣряемой отъ основанія spina palatina до середины synchondrosis spheno-basilaris (22). Вычисляя его, получаемъ:

[1]) Въ дальнѣйшемъ индексы, вычисленные съ помощью логарифмической линейки съ точностью до 1, слѣдуютъ всюду въ порядкѣ размѣщенія череповъ на таблицахъ измѣреній.

фландры—100, 101½, 105, т. е. рядъ 100—105 (M=102);
ангорскіе—100, 102, 104, 108, т. е. рядъ 100—108 (M=103½);
серебристые—92½, 91,
106, 109, 91, 96, т. е. рядъ 91—109 (M=97½);
русскіе—89, 91, 96, 91,
94, 90½, 90½, т. е. рядъ 89—96 (M=92);
польскіе—90, 89, т. е. рядъ 89—90 (M=89½).

Здѣсь приходится противопоставить уже двѣ породы—фландровъ и ангорскихъ—всѣмъ остальнымъ: у первыхъ данный индексъ выше 100, у остальныхъ меньше этой цифры. Исключеніе составляютъ индексы двухъ серебристыхъ кроликовъ: № 450, гдѣ онъ равенъ 106, и № 451, у котораго этотъ индексъ поднимается даже выше—до 109. Однако это явленіе несомнѣнно обусловливается здѣсь той патологической особенностью, о которой уже было упомянуто и которая изображена на рис. I, т. е. односторонней деформаціей мозгового черепа. При этомъ разстояніе отъ основанія spina palatina до synchondrosis spheno-basilaris сильно сокращается, что способствуетъ увеличенію даннаго индекса выше 100, хотя деформація у № 450 и очень невелика. Если же исключить два данныхъ черепа, то мы получимъ для серебристыхъ кроликовъ уже рядъ 91—96 (M=92½), почти не отличающійся отъ подобнаго же ряда для русскихъ кроликовъ, что, дѣйствительно, подтверждается и индексами помѣси между этими двумя породами.

Двѣ другихъ характерныхъ особенности, съ которыми мы встрѣчались и раньше, въ первой части настоящаго изслѣдованія, сосредоточены у нашихъ чистокровныхъ кроликовъ въ области нёба. Сюда относится, во-первыхъ, отношеніе длины нёбнаго (21) и максиллярнаго (20) участковъ твердаго нёба и, во-вторыхъ, передней и задней ширины зубного ряда другъ къ другу (70:71).

Вычисляя первый изъ этихъ индексовъ (21:20), получаемъ:

фландры—100, 122, 120, т. е. рядъ 100—122 (M=114);
ангорскіе—128½, 150,
114, 220, т. е. рядъ 114—220 (M=153);

серебристые — 78, 60,
66½, 133, 66½, 114, т. е. рядъ 60—133 (M=86);
русскіе — 100, 123, 71½,
133, 133, 200, 133, т. е. рядъ 71½—200 (M = 129);
польскіе — 87½, 66½, т. е. рядъ 66½ — 87½ (M=77).

Здѣсь мы наблюдаемъ, что у представителей большинства породъ данное отношеніе замѣтно больше 100 (исключеніе составляетъ лишь индексъ очень молодого № 443), напротивъ, у серебристыхъ и польскихъ оно въ среднемъ значительно ниже 100, хотя у отдѣльныхъ экземпляровъ (№№ 451, 453) переходитъ за эту границу, какъ это вообще бываетъ при трансгрессивной измѣнчивости.

Что касается до отношенія передней и задней ширины зубного ряда (70:71), то у нашихъ кроликовъ этотъ индексъ имѣетъ слѣдующій видъ:

фландры — 86, 81, 81, т. е. рядъ 81 — 86 (M = 82½);
ангорскіе — 100, 92½, 92½,
92½, т. е. рядъ 92½—100 (M = 94½);
серебристые — 89, 84½, 81,
85, 88½, 84½, т. е. рядъ 81—89 (M = 85½);
русскіе — 84½, 88½, 84½,
82, 86, 88½, 92½, т. е. рядъ 82 — 92½ (M = 86½);
польскіе — 87½, 78, т. е. рядъ 78—87½ (M = 82½).

Въ этомъ случаѣ изолированное положеніе среди всѣхъ породъ занимаютъ ангорскіе кролики съ индексомъ выше 92½, тогда какъ у остальныхъ онъ ниже, величина же 92½ можетъ принадлежать какъ тѣмъ, такъ и другимъ.

Послѣдняя особенность лицевого черепа, которую мы могли подмѣтить, касается отношенія длины скуловой дуги (36) къ косой длинѣ носовой кости (35). При этомъ мы получаемъ:

фландры — 90, 86½, 86½, т. е. рядъ 86½ — 90 (M = 87½);
ангорскіе — 83½, 89, 87, 88, т. е. рядъ 83½ — 89 (M = 87);

серебристые — 94, 97½,
100, 96, 97½, 93, т. е. рядъ 93 — 100 (M = 96½);
русскіе — 92½, 98½, 92½,
91, 93, 94, 95½, т. е. рядъ 91 — 98½ (M = 94);
польскіе — 94½, 92½, т. е. рядъ 92½ — 94½ (M = 93½).

По отношенію къ этому индексу наблюдается та же группировка породъ, какъ и по отношенію ко второму изъ разобранныхъ нами выше (18 : 22)—какъ и тамъ, нужно противопоставить наиболѣе крупныя породы—фландровъ и ангорскихъ—всѣмъ остальнымъ. У первыхъ данный индексъ ниже 90, у остальныхъ онъ, напротивъ, больше этого числа.

Говоря объ отношеніи длины скуловой дуги къ длинѣ носовой кости, нельзя не упомянуть еще объ одной особенности, которая бросается въ глаза у нашихъ кроликовъ даже безотносительно, въ ея абсолютномъ видѣ. Мы имѣемъ въ виду разстояніе между заднимъ концомъ скуловой дуги и переднимъ краемъ слухового отверстія (37), колебанія котораго у нашихъ чистокровныхъ кроликовъ таковы:

фландры — 5, (7 — 3½),
(7 — 5½), т. е. рядъ 3½ — 7 (M=5,50);
ангорскіе — 6, 6, 6½, (5½—4), т. е. рядъ 4 — 6½ (M=5,81);
серебристые—6½, 6, (6 — 6½),
(5 — 6½), 7, 6, т. е. рядъ 5 — 6½ (M=6,25);
русскіе — 6, (4 — 4½),
(5½ — 4½), (5 — 5½), 5,
(5½ — 6), (4 — 4½), т. е. рядъ 4 — 6 (M=5,14);
польскіе — (6½ — 5½), (7—6), т. е. рядъ 5½—7 (M=6,25).

Здѣсь мы замѣчаемъ снова, что наши русскіе кролики занимаютъ изолированное положеніе среди всѣхъ другихъ, такъ какъ у нихъ данный промѣръ въ среднемъ близокъ къ 5 mm и колеблется отъ 4 до 6 mm, тогда какъ у остальныхъ величина его замѣтно больше. Въ частности у серебристыхъ и польскихъ кроликовъ, съ которыми были скрещены наши русскіе, разстояніе скуловой дуги отъ слухового прохода колеблется отъ 5 до 7 mm, будучи равно въ среднемъ 6,25 mm.

Намъ остается коснуться лишь особенностей въ области затылка. Здѣсь чрезвычайно своеобразны, во-первыхъ, большая высота затылка (41) и, во-вторыхъ, высота затылочнаго отверстія (43). Для нихъ можно вычислить различные индексы: можно, напримѣръ, какъ мы это дѣлали въ первой части настоящаго изслѣдованія, относить первый промѣръ (41) къ наибольшей ширинѣ затылка (52) и второй (43) къ малой высотѣ его (42). Однако возможно и отнесеніе большой высоты затылка къ высотѣ отъ середины synchondrosis spheno-basilaris до lambda (44), а высоты затылочнаго отверстія къ его наибольшей ширинѣ (76)— результаты при этомъ получаются совершенно тѣ же самые, какъ и при вычисленіи двухъ первыхъ индексовъ. Мы воспользуемся въ дальнѣйшемъ однимъ индексомъ изъ вычислявшихся нами раньше, именно отношеніемъ между малой высотой затылка (42) и высотою затылочнаго отверстія (43), и однимъ новымъ—отношеніемъ большой высоты затылка (41) къ высотѣ отъ середины synchondrosis spheno-basilaris до lambda (44).

Что касается до перваго изъ этихъ индексовъ (42 : 43) то его колебанія у нашихъ кроликовъ таковы:

фландры — 125, 109, 95½, т. е. рядъ 95½ — 125 (M = 110);
ангорскіе — 100, 117, 95, 100, т. е. рядъ 95 — 117 (M = 103);
серебристые — 82, 82, 82, 66½, 82, 72½, т. е. рядъ 66½ — 82 (M = 78);
русскіе — 74, 81, (46), 78½, 66½, 72½, 72½, т. е. рядъ (46)66 ½—81 (M = 74);
польскіе — 81, 95, т. е. рядъ 81 — 95 (M = 88).

Такимъ образомъ, здѣсь снова приходится противопоставить фландровъ и ангорскихъ, у которыхъ этотъ индексъ большею частью выше 100, всѣмъ другимъ породамъ, гдѣ онъ не превышаетъ 95, при чемъ послѣдняя величина, какъ это обычно бываетъ при трансгрессивной измѣнчивости, свойственна и тѣмъ и другимъ формамъ.

Наконецъ, послѣднее отношеніе, на которомъ мы должны здѣсь остановиться, именно большой высоты затылка къ высотѣ отъ synchondrosis spheno-basilaris до lambda (41 : 44), носитъ слѣдующій характеръ:

фландры — 77½, 76½, 72½, т. е. рядъ 72½ — 77½ (M=75½);
ангорскіе — 70½, 69½, 70½, 69½, т. е. рядъ 69½ — 70½ (M=70)
серебристые — 75½, 75½, 75½, 74, 77, 74½, т. е. рядъ 74 — 77 (M=75½);
русскіе — 80, 72, 74½, 79, 75½, 76, 73, т. е. рядъ 72 — 80 (M=75½);
польскіе — 79, 75, т. е. рядъ 75 — 79 (M=77½).

Мы видимъ при этомъ, что въ отношеніи даннаго индекса большинство нашихъ кроликовъ чрезвычайно однотипно, при чемъ онъ колеблется у нихъ отъ 72 до 80, будучи близокъ въ среднемъ къ 75. Исключеніе составляютъ ангорскіе кролики, у которыхъ этотъ индексъ равенъ приблизительно 70.

Таковы тѣ 8 характерныхъ особенностей, которыя можно подмѣтить въ черепахъ нашихъ чистокровныхъ кроликовъ различныхъ породъ. Три изъ нихъ (18 : 22, 36 : 35, 42 : 43) отличаютъ фландровъ и ангорскихъ отъ всѣхъ другихъ породъ, двѣ (70 : 71, 41 : 44) своеобразны только у ангорскихъ, двѣ же у русскихъ (6 : 7, 37) и одна особенность (21 : 20) отличаетъ отъ всѣхъ остальныхъ серебристыхъ и польскихъ.

Если мы сравнимъ теперь эти отличительныя особенности съ тѣми, которыя были найдены нами раньше на основаніи изслѣдованія череповъ, полученныхъ изъ различныхъ хозяйствъ, то увидимъ, что между ними наблюдается достаточно полное совпаденіе. Дѣйствительно, въ первой части настоящаго изслѣдованія въ качествѣ характерныхъ для породъ кролика было указано семь индексовъ: изъ нихъ шесть обнаружено снова при изслѣдованіи новаго матеріала и только одинъ (отношеніе боковыхъ длинъ мозгового и лицевого черепа—28 : 29) не подтвердился у нашихъ чистокровныхъ кроликовъ. Вмѣсто этого индекса у послѣднихъ оказались двѣ новыхъ особенности: отно-

шеніе длинъ foramen incisivum и хоанъ (18:22) и разстояніе скуловой дуги отъ слухового прохода (37).

Причина этого явленія, т. е. несовпаденіе въ нѣкоторыхъ индексахъ при изслѣдованіи различнаго матеріала, вполнѣ ясна изъ всего того, что говорилось по поводу этого въ первой части. Сравнительное непостоянство краніологическихъ особенностей у породъ кроликовъ и другихъ домашнихъ животныхъ объясняется постоянными скрещиваніями между ними, почему у одной партіи, скажемъ, серебристыхъ кроликовъ наблюдается одинъ типъ черепа, а у другой—другой. По этому же самому среднія различныхъ особенностей у нашихъ чистокровныхъ опытныхъ животныхъ уже иныя, чѣмъ у изслѣдованнаго раньше матеріала, и та особенность, которая характеризуетъ въ одной группѣ череповъ одну породу, въ другой группѣ можетъ быть характерна для другой. За всѣмъ тѣмъ въ черепѣ кроликовъ имѣются опредѣленныя особенности, которыя сильно варіируютъ у различныхъ породъ, являясь отличительными особенностями различныхъ кровныхъ линій и передаваясь отъ одной породы къ другой благодаря постояннымъ скрещиваніямъ. Таковы именно тѣ индексы, которые были обнаружены нами и при первомъ изслѣдованіи полученнаго изъ разныхъ хозяйствъ матеріала и при изученіи череповъ нашихъ чистокровныхъ животныхъ. Прослѣдить, какъ именно эти особенности наслѣдуются при скрещиваніи, и составляетъ нашу главную задачу.

Въ первой части настоящаго изслѣдованія мы говорили уже, что индексы, принимаемые нами за характерные для различныхъ породъ, отнюдь не зависятъ отъ общей величины черепа. Однако тогда мы не дали этому доказательства, облеченнаго въ строго математическую форму, которое можетъ дать теорія корреляціи. Въ виду чрезвычайной важности этого вопроса я считаю полезнымъ остановиться здѣсь на этомъ и сдѣлать подобное вычисленіе для тѣхъ индексовъ, которые принимаются нами характерными для нашихъ чистокровныхъ кроликовъ.

Такимъ образомъ, вопросъ идетъ о томъ, какова степень корреляціи между каждой изъ указанныхъ выше 8 характерныхъ особенностей и общей величиной черепа,

измѣряемой хотя бы базилярной длиной черепа (промѣръ 1). Для установленія степени корреляціи число чистокровныхъ формъ (22), конечно, слишкомъ мало, въ виду чего кромѣ нихъ я воспользовался и черепами помѣсей перваго поколѣнія, такъ что для рѣшенія этого вопроса можно было располагать данными, относящимися къ 49 черепамъ. Конечно, и эта цифра съ точки зрѣнія варіаціонной статистики невелика, но и на основаніи ея все же можно установить нѣкоторые интересные факты.

Здѣсь, конечно, не мѣсто вдаваться въ изложеніе пріемовъ опредѣленія корреляціонной зависимости. Замѣтимъ лишь, что базилярная длина нашихъ 49 череповъ была принята при этомъ за подлежащее или первое свойство, а величина каждаго изъ нашихъ характерныхъ индексовъ принималась за зависимое или второе свойство, и для каждаго изъ нихъ составлялась обычнымъ способомъ таблица корреляціи. На основаніи такой таблицы не трудно было уже вычислить, такъ называемый, коэффиціентъ корреляціи, при чемъ мы пользовались для этого формулой Бравэ въ томъ видѣ, который былъ приданъ ей Пирсономъ и Юломъ. Согласно послѣдней коэффиціентъ корреляціи

$$r = \frac{\Sigma p a_x a_y - n b_x b_y}{n \varsigma_x \varsigma_y}$$

гдѣ a_x и a_y — уклоненія перваго и второго свойства отъ ихъ приближенныхъ среднихъ (О — классы таблицы), b_x и b_y — поправки къ даннымъ приближеннымъ среднимъ, чтобы получить изъ нихъ истинныя среднія обоихъ рядовъ (иначе говоря эти поправки можно назвать моментами первой степени отъ приближенныхъ среднихъ), ς_x и ς_y — квадратическія уклоненія обоихъ рядовъ, выраженныя въ классовыхъ промежуткахъ, n — число членовъ въ каждомъ ряду.

Для установленныхъ выше 8 характерныхъ особенностей нашихъ череповъ по этой формулѣ были вычислены слѣдующіе коэффиціенты корреляціи между каждой изъ нихъ и базилярной длиной черепа:

(6:7)	+39½	(36:35)	—41
(18:22)	+28½	(37)	— 5
(21:20)	+10	(43:76)	—41
(70:71)	— 1	(41:44)	+ 8.

Такимъ образомъ, ни у одного изъ этихъ индексовъ коэффиціентъ корреляціи между нимъ и общей величиной черепа не превышаетъ 50, т. е. здѣсь отнюдь нельзя говорить о значительной корреляціи, а у четырехъ изъ этихъ восьми особенностей коэффиціентъ корреляціи даже не превышаетъ 10, т. е. чрезвычайно малъ.

Для сравненія приведемъ здѣсь же такіе же коэффиціенты корреляціи между базилярной длиной черепа и тѣми особенностями, которыя и раньше были признаны нами зависящими отъ большей или меньшей величины черепа (см. первую часть настоящей работы). Ограничимся лишь 6 примѣрами:

(50:1)	—83	(58:59)	—66½
(54:17)	—58	(51:8)	—74½
(31:32)	—59½	(53:29)	—63.

Во всѣхъ этихъ случаяхъ коэффиціентъ корреляціи уже больше 50, т. е. мы можемъ говорить о довольно значительной корреляціи, которая особенно замѣтна тамъ, гдѣ ея величина переходитъ за 65—70.

Такимъ образомъ, независимость нашихъ характерныхъ индексовъ отъ общей величины черепа можетъ быть подтверждена и путемъ опредѣленія коэффиціента корреляціи между каждымъ изъ нихъ и базилярной длиной черепа. Однако не слѣдуетъ переоцѣнивать значенія этого способа оцѣнки извѣстныхъ различій, такъ какъ самъ по себѣ коэффиціентъ корреляціи говоритъ еще очень мало. Вѣдь вполнѣ можно представить себѣ такой случай, что его величина чрезвычайно мала и тѣмъ не менѣе никакого существеннаго различія въ дѣйствительности не наблюдается и всѣ породы имѣютъ данный признакъ въ одинаковой степени развитія и не зависящимъ отъ общей величины ихъ черепа. Такимъ образомъ, на вычисленіе

коэффиціента корреляціи отнюдь нельзя смотрѣть, какъ на средство находить характерныя особенности, а лишь какъ на способъ провѣрки уже раньше найденныхъ различій.

Гибриды перваго и второго поколѣнія.

Мы знаемъ теперь, какими особенностями различаются наши исходныя формы: остается прослѣдить, какъ наслѣдуются эти особенности въ черепахъ перваго и второго поколѣнія гибридовъ. Разсмотримъ для этого каждый изъ намѣченныхъ выше индексовъ отдѣльно и въ томъ же порядкѣ, котораго мы держались, говоря о черепахъ исходныхъ формъ.

Что касается до перваго изъ этихъ индексовъ, т. е. отношенія длины отъ spina palatina до альвеолярнаго пункта къ длинѣ отъ нея же до basion (6 : 7), то онъ своеобразенъ у русскихъ кроликовъ, гдѣ въ отличіе отъ остальныхъ его величина не превышаетъ 100, слѣдовательно, для насъ интересны здѣсь помѣсь между русской и серебристой породой и между польской и русской. У первой изъ нихъ (R × Arg) въ первомъ поколѣніи этотъ индексъ носитъ совершенно тотъ же характеръ, какъ и у русскихъ кроликовъ, т. е. у всѣхъ онъ ниже 100, и мы имѣемъ здѣсь слѣдующій рядъ:

$$95^1/_2,\ 97^1/_2,\ 96^1/_2,\ 98^1/_2,\ 98^1/_2\ (M = 97^1/_2).$$

Напротивъ, у помѣси между польскимъ и русскимъ кроликомъ (P × R) въ первомъ поколѣніи ея наблюдается тотъ типъ этого индекса, который свойственъ польской породѣ и большинству другихъ, т. е. здѣсь получается такой рядъ:

$$104,\ 104,\ 101^1/_2,\ 103,\ 103,\ 100,\ 101^1/_2,\ 100,\ 103\ (M = 102).$$

Въ общемъ мы имѣемъ здѣсь, повидимому, доминированіе въ первомъ поколѣніи не одного какого-нибудь типа, а различныхъ въ зависимости отъ породы, которая является его носителемъ: отношеніе ниже 100, свойственное русской породѣ, доминируетъ надъ обычнымъ отно-

шеніемъ при скрещиваніи ея съ серебристымъ кроликомъ, но переходитъ въ скрытое состояніе при скрещиваніи съ польской породой.

Разъ въ первомъ поколѣніи гибридовъ можно говорить о преобладаніи одного типа надъ другимъ, невольно ожидаешь во второмъ поколѣніи ихъ расщепленія. Однако, среди помѣсей польской и русской породы оно не наблюдается и здѣсь данный индексъ носитъ почти тотъ же характеръ, какъ и въ первомъ ихъ поколѣніи, образуя рядъ 101 — 109 (M = 104). Впрочемъ, при небольшомъ числѣ экземпляровъ второго поколѣнія этой помѣси (6) отсутствіе рецессивнаго типа могло произойти и случайно.

Гибридовъ второго поколѣнія между русской и серебристой породой было получено значительно больше, именно 21 экземпляръ, и здѣсь наблюдается уже нѣчто иное. Вычисливъ у нихъ этотъ индексъ, имѣемъ:

100, 104, 98½, 101, 103, 105, 100, 101, 105½, 100, 101,
100, 114, 100, 103, 119, 107, 98½ 98½, 100, 103,
т. е. рядъ 98½ — 119 (M = 103).

Здѣсь мы должны прежде всего откинуть черепа съ индексомъ, равнымъ 100, такъ какъ эта величина его свойственна какъ русскимъ кроликамъ, такъ и другимъ породамъ. За вычетомъ ихъ остается 15 череповъ, которые можно разбить на двѣ группы: съ индексомъ ниже 100, какъ у русскихъ кроликовъ и въ F_1, и съ индексомъ выше 100, какъ у серебристыхъ. Первыхъ имѣется только 3, вторыхъ же 12.

Получается почти нормальное для моногибриднаго расщепленія отношеніе 3:1, но съ тѣмъ отличіемъ отъ него, что здѣсь значительно больше тѣхъ формъ, которыя отсутствовали въ F_1, т. е. мы должны признать, что или во второмъ поколѣніи получилось значительно больше рецессивныхъ формъ, чѣмъ доминантныхъ, или же что въ первомъ поколѣніи наблюдались почему то не доминантныя, а рецессивныя формы. Можно ли, не смотря на это, видѣть въ данномъ случаѣ все же менделистическую наслѣдственность?

Лично я склоняюсь къ положительному отвѣту на этотъ вопросъ и по слѣдующимъ двумъ соображеніямъ. Во-первыхъ, мы несомнѣнно имѣемъ здѣсь дѣло съ наслѣдственной особенностью, разъ индексы ниже 100 наблюдались среди всѣхъ изслѣдованныхъ кроликовъ лишь у русской породы и у ихъ гибридовъ съ серебристыми кроликами. Во-вторыхъ же, случаи подобнаго рода извѣстны и въ литературѣ: укажу хотя бы на наслѣдованіе нѣкоторыхъ особенностей по Дэвенпорту (2) у куръ. При этомъ нѣкоторыя особенности, оказывавшіяся впослѣдствіи рецессивными, проявлялись и въ F_1, которое иногда, какъ напримѣръ, въ случаѣ безхвостости, синдактилизма, ногоперости состояло лишь изъ подобныхъ рецессивныхъ по внѣшности формъ. Такимъ образомъ, можно принять, что при наслѣдованіи данной особенности доминирующимъ является всегда болѣе распространенный типъ, но въ первомъ поколѣніи помѣси между русской и серебристой породой благодаря несовершенному доминированію большинство формъ по внѣшности имѣетъ рецессивный характеръ. Все это позволяетъ, какъ мнѣ кажется, видѣть въ наслѣдованіи перваго изъ нашихъ характерныхъ индексовъ (6:7) своеобразный, правда, случай менделистической наслѣдственности.

То же самое можно сказать и про второй изъ указанныхъ выше индексовъ, т. е. про отношеніе длины foramen incisivum къ большой длинѣ хоанъ (18:22). Этотъ индексъ своеобразенъ у фландровъ и ангорскихъ кроликовъ, гдѣ онъ выше 100, тогда какъ у всѣхъ остальныхъ за исключеніемъ двухъ деформированныхъ череповъ ниже 96. Очевидно, мы должны прослѣдить его судьбу у помѣсей между фландрами и серебристыми (Arg × B), ангорскими и серебристыми (Ang × Arg) и польскими и ангорскими (P × Ang).

Вычисляя данное отношеніе для перваго поколѣнія каждой изъ этихъ помѣсей, имѣемъ:

(Arg × B): 97, 100, 98, т. е. рядъ 97 — 100 (M = 98);
(Ang × Arg): 95, 96, 90½, 98½, 98, т. е. рядъ 90½ — 98½ (M = 95½);
(P × Ang): 100, 98, 92, 100, 94½, т. е. рядъ 92 — 100 (M = 97).

Здѣсь нельзя уже говорить о преобладаніи одного типа надъ другимъ, такъ какъ гибриды имѣютъ въ отношеніи даннаго признака промежуточный характеръ (съ нѣкоторымъ, правда, наклономъ въ сторону болѣе обычнаго типа). Это обстоятельство можетъ затруднить и рѣшеніе вопроса о расщепленіи во второмъ поколѣніи, такъ какъ величины индекса 90—100 могутъ быть въ немъ и въ случаѣ чисто промежуточнаго наслѣдованія.

Опредѣливъ теперь этотъ индексъ для второго поколѣнія тѣхъ же гибридовъ, получаемъ:

$(Arg \times B)_2$: 103½, 96½, 103½, 96½, 98, 96½, 96½, т. е. рядъ 96½—103½ (M = 98½);

$(Ang \times Arg)_2$: 96½, 96, 94½, 102, 98, т. е. рядъ 94½—102 (M = 97½);

$Ang \times (Ang \times Arg)$: 98, 104, 96, 98, 108, т. е. рядъ 96—108 (M = 101);

$P \times (P \times Ang)$: 96, 96, 94, 91½, т. е. рядъ 91½—96 (M = 94½).

Мы видимъ здѣсь, такимъ образомъ, появленіе во второмъ поколѣніи индекса выше 100, свойственнаго чистокровнымъ фландрамъ и ангорскимъ кроликамъ и исчезнувшаго въ первомъ поколѣніи гибридовъ. Среди 12 экземпляровъ собственно F_2 9 имѣютъ этотъ индексъ, какъ въ F_1, ниже 100, у 3 же онъ выше 100, т. е. при этомъ наблюдается даже типичное моногибридное отношеніе 3:1. Среди тричетвертикровныхъ формъ у помѣсей ангорской и серебристой породы на 3 индекса ниже 100 приходится 2 выше 100, т. е. ихъ приблизительно поровну, а у помѣсей ангорской и польской породы индексовъ выше 100, какъ и слѣдовало ожидать, совсѣмъ не наблюдается. Такимъ образомъ, не смотря на промежуточный характеръ F_1, наличность въ данномъ случаѣ менделистической наслѣдственности не вызываетъ никакихъ сомнѣній.

Третій изъ нашихъ характерныхъ индексовъ—отношеніе длины нёбнаго и максиллярнаго участковъ твердаго нёба (21:20) своеобразенъ у серебристыхъ и польскихъ кроликовъ, гдѣ онъ у большинства ниже 100, у осталь-

ныхъ же породъ это отношеніе равно 100 и выше. Для установленія способа его наслѣдованія мы должны разсмотрѣть, очевидно, черепа всѣхъ полученныхъ нами гибридовъ.

Опредѣливъ величину даннаго индекса въ первомъ поколѣніи помѣсей, получаемъ:

(Arg × B) : 167, 128½, 87½, т. е. рядъ 87½ — 167 (M = 128);
(Ang × Arg): 240, 128½, 150, 150, 143, т. е. рядъ 128½ — 240 (M = 162);
(R × Arg) : 128½, 133, 114, 112½, 128½, т. е. рядъ 112½ — 133 (M = 123);
(P × Ang): 133, 116, 180, 133, 150, т. е. рядъ 116 — 180 (M = 142);
(P × R): 100, 150, 150, 100, 114, 160, 116½, 114, 180, т. е. рядъ 100 — 180 (M = 131).

Здѣсь наблюдается, такимъ образомъ, полное доминированіе того типа, который свойственъ большинству, т. е. индекса выше 100.

Вычисляя его теперь у гибридовъ второго поколѣнія, имѣемъ:

$(Arg \times B)_2$: 100, 133, 78, 114, 160, 166½, 166½, т. е. рядъ 78 — 166½ (M = 131);
$(Ang \times Arg)_2$: 87½, 180, 114, 160, 133, т. е. рядъ 87½ — 180 (M = 135);
Ang × (Ang × Arg): 150, 200, 183, 143, 220, т. е. рядъ 143 — 220 (M = 179);
P × (P × Ang): 180, 133, 114, 114, т. е. рядъ 114 — 180 (M = 135);
$(R \times Arg)_2$: 114, 128½, 100, 133, 87½, 100, 100, 128½, 128½, 100, 112½, 78, 143, 114, 150, 133, 100, 87½, 133, 150, 75, т. е. рядъ 75 — 150 (M = 114);
$(P \times R)_2$: 87½, 166½, 100, 100, 160, 100, т. е. рядъ 87½ — 166½ (M = 119).

Разбивая всѣ эти индексы на двѣ группы—100 и выше и ниже 100, получаемъ въ первой 41 и во второй (за единственнымъ исключеніемъ отсутствовавшей въ F_1) — 7. Послѣдніе представляютъ собою, несомнѣнно, рецессивныя формы, появившіяся во второмъ поколѣніи благодаря процессу расщепленія. Хотя число ихъ нѣсколько меньше, чѣмъ нужно для нормальнаго моногибриднаго расщепленія (должно было бы быть вмѣсто 41 : 7 — 36 : 12), но не слѣдуетъ забывать, что данная особенность носитъ трансгрессивный характеръ и нѣкоторые чистокровные серебристые кролики имѣли данный индексъ выше 100. Слѣдовательно, среди индексовъ первой группы (100 и выше) легко могло оказаться нѣсколько неотличимыхъ отъ нихъ рецессивныхъ формъ, такъ что въ дѣйствительности послѣднихъ, вѣроятно, больше 7. Впрочемъ, если откинуть тричетвертикровныя формы, получается болѣе близкое къ нормальному отношеніе, а именно 32 : 7. Во всякомъ случаѣ, наличность и здѣсь менделистической наслѣдственности несомнѣнна.

Менѣе ясно, чѣмъ въ разобранныхъ сейчасъ двухъ случаяхъ, выступаетъ она при наслѣдованіи двухъ другихъ индексовъ, а именно отношенія передней и задней ширины зубного ряда (70 : 71) и отношенія длины скуловой дуги къ косой длинѣ носовой кости (36 : 35). Впрочемъ, и для этихъ двухъ случаевъ, какъ мы сейчасъ увидимъ, допущеніе менделистической наслѣдственности очень вѣроятно, но здѣсь столь характерное для нея расщепленіе менѣе замѣтно благодаря сравнительно малому количеству изслѣдованнаго матеріала.

Что касается до перваго изъ этихъ индексовъ (70 : 71), то онъ своеобразенъ у ангорскихъ кроликовъ, гдѣ его величина въ отличіе отъ остальныхъ выше $92^1/_2$. Опредѣляя теперь данное отношеніе у тѣхъ помѣсей перваго поколѣнія, въ образованіи которыхъ участвовала ангорская порода, получаемъ:

(Ang × Arg) : 100, 89, 86, 93, 89, т. е. рядъ 86 — 100 ($M = 91^1/_2$);

(P × Ang) : $92^1/_2$, $92^1/_2$, $92^1/_2$, $92^1/_2$, 96, т. е. рядъ $92^1/_2$ — 96 ($M = 93$).

Для объясненія полученныхъ данныхъ можно принять, что при скрещиваніи ангорской породы съ серебристой помѣсь носитъ промежуточный характеръ, а при скрещиваніи ея же съ польской отношеніе, свойственное ангорской, доминируетъ. Однако мнѣ представляется болѣе вѣроятнымъ другое объясненіе, именно что характеръ ангорской (величина индекса выше $92^1/_2$) всегда доминируетъ, но взятая нами для опыта ангорская самка (№ 407), была гетерозиготна въ данномъ отношеніи, почему въ первомъ поколѣніи получилось приблизительно поровну такихъ же гетерозиготныхъ (100, 93) и рецессивныхъ формъ (89, 86, 89).

Съ такимъ объясненіемъ не особенно гармонируетъ на первый взглядъ характеръ второго поколѣнія, индексы котораго таковы:

$(Ang \times Arg)_2$: $96^1/_2$, $88^1/_2$,
$84^1/_2$, $84^1/_2$, 88, т. е. рядъ $84^1/_2 - 96^1/_2$ ($M = 88^1/_2$);
$Ang \times (Ang \times Arg)$: 92,
$92^1/_2$, $85^1/_2$, $85^1/_2$, 85, т. е. рядъ $85 - 92^1/_2$ ($M = 88$);
$P \times (P \times Ang)$: $91^1/_2$, $95^1/_2$,
96, $91^1/_2$, т. е. рядъ $91^1/_2$—96 ($M = 93^1/_2$).

Однако, если учесть, что съ точки зрѣнія предлагаемаго нами объясненія первое и третье скрещиваніе тождественны (скрещиваніе гетерозиготной формы съ рецессивной), то полученный результатъ совпадаетъ съ ожидаемымъ: изъ 9 гибридовъ у 5 индексы выше 90 (или у 3 выше $92^1/_2$ и тогда 2 съ индексомъ въ $91^1/_2$ можно не принимать въ расчетъ, какъ стоящихъ на границѣ) и у 4 ниже 90, т. е. рецессивныхъ и по внѣшности доминантныхъ (гетерозиготныхъ) формъ получается поровну. Во второмъ скрещиваніи (скрещиваніе двухъ гетерозиготныхъ формъ) рецессивныхъ формъ получилось излишне много, но это можетъ быть объяснено тѣмъ, что мы получили при этомъ только 5 экземпляровъ потомства. Такимъ образомъ, и въ данномъ случаѣ наличность менделистической наслѣдственности очень вѣроятна.

То же самое слѣдуетъ повторить про индексъ, выражающій отношеніе длины скуловой дуги и носовой кости

(36:35), величина котораго своеобразна у фландровъ и ангорскихъ (ниже 90, тогда какъ у остальныхъ выше этого числа). Вычисливъ его величину у помѣсей перваго поколѣнія, имѣемъ:

(Arg × B): 90, 86, 95½, т. е. рядъ 86—95½ (M = 90½);
(Ang × Arg) : 91, 93, 95, 86½, 93, т. е. рядъ 86½– 95 (M = 91½);
(P × Ang): 92½, 88, 89, 91½, 91, т. е. рядъ 88—92½ (M = 90½).

Во всѣхъ этихъ трехъ скрещиваніяхъ помѣсь имѣетъ типично промежуточный характеръ между обѣими исходными формами. Это обстоятельство затрудняетъ, конечно, и рѣшеніе вопроса о существованіи расщепленія во второмъ поколѣніи, такъ какъ, чтобы мы могли его подмѣтить, должны появиться крайніе члены обоихъ исходныхъ рядовъ съ индексами ниже 86 или выше 95½.

Что касается до второго поколѣнія данныхъ помѣсей, то его индексы носятъ слѣдующій характеръ:

$(Arg \times B)_2$: 90½, 87½, 90½, 88, 82, 94½, 92½, т. е. рядъ 82 — 94½ (M = 89½);
$(Ang \times Arg)_2$: 86½, 90½, 92½, 89½, 91, т. е. рядъ 86½ — 92½ (M = 90);
Ang × (Ang × Arg) : 83, 83½, 87½, 87, 87½, т. е. рядъ 83 – 87½ (M = 85½);
P × (P × Ang): 91, 87, 88, 93½, т. е. рядъ 87 — 93½ (M = 90).

Оставивъ въ сторонѣ тричетвертикровныя формы, гдѣ это, конечно, менѣе доказательно, мы имѣемъ 12 экземпляровъ второго поколѣнія, изъ которыхъ индексы у 11 всецѣло укладываются въ рамки колебанія ихъ величины въ F_1. Единственнымъ исключеніемъ является индексъ 82 у одного изъ помѣсей фландра съ серебристымъ, и въ его появленіи нельзя не видѣть расщепленія. Если же присоединить сюда 2 индекса—83 и 83½—у тричетвертикровныхъ ангорскихъ кроликовъ, то существованіе этого явленія получитъ новое подтвержденіе, и тѣмъ самымъ и

данный случай съ довольно большой долей вѣроятности можно подвести подъ наслѣдованіе по менделевскимъ законамъ.

Отъ этихъ двухъ менѣе ясныхъ случаевъ мы переходимъ къ двумъ слѣдующимъ особенностямъ, наслѣдованіе которыхъ не можетъ вызвать уже никакихъ сомнѣній. Сюда относится прежде всего разстояніе отъ скуловой дуги до передняго края слухового отверстія (37). Мы видѣли уже, что у русскихъ кроликовъ, занимающихъ въ этомъ отношеніи изолированное положеніе, оно колеблется отъ 4 до 6 mm при средней M = 5,14 mm, тогда какъ у серебристыхъ и польскихъ, съ которыми скрещивались русскіе, его колебанія отъ 5 до 7 mm и M = 6,25 mm.

Что касается до помѣсей этихъ формъ, то у нихъ данный промѣръ носитъ такой характеръ:

(R × Arg): (6½—6), 6½, 7, 6, 6, т. е. рядъ 6—7 (M = 6,35);
(P × R): (6—5), 5, (7½—6½),
6, 6, 5½, 5½, 6, 5½, т. е. рядъ 5—7½ (M = 5,77).

Здѣсь, такимъ образомъ, вполнѣ можно говорить о доминированіи обычнаго типа надъ тѣмъ, который свойственъ русской породѣ.—У второго поколѣнія мы наблюдаемъ слѣдующія отношенія:

$(R \times Arg)_2$: 5, (6—5½), (6—5),
(6—5½), 6½, (6—5), (5—5½),
5½, 4½, 5½, (5—5½) 5, 4½,
5½, 5, (7—6), 5½, 6½,
(5½—5), 6, (6½—6), т. е, рядъ 4,5—7 (M = 5,47);
$(P \times R)_2$: 6, 6, 5½, 5½, 6, 5½, т. е. рядъ 5,5—6 (M = 5,75).

У послѣдней помѣси ея характеръ во второмъ поколѣніи не мѣняется и расщепленія незамѣтно, что естественнѣе всего объяснить слишкомъ малымъ числомъ полученныхъ экземпляровъ второго поколѣнія. Что касается до F_2 помѣси между русской и серебристой породой, то ея представителей можно разбить на три группы: съ даннымъ промѣромъ ниже 5 (какъ у чистыхъ русскихъ кроликовъ), съ промѣрами отъ 5 до 6 (свойственно всѣмъ породамъ) и выше 6 (свойственно лишь серебри-

стымъ кроликамъ). Изъ 21 формы второго поколѣнія 2 должны быть отнесены къ первой группѣ, 15 ко второй и 4 къ третьей. Такимъ образомъ, здѣсь имѣетъ мѣсто несомнѣнное расщепленіе, что лучше всего видно по появленію 2 экземпляровъ съ промѣромъ въ $4^1/_2$, который былъ свойственъ русскимъ кроликамъ и отсутствовалъ въ первомъ поколѣніи помѣсей. Малое число этихъ рецессивныхъ формъ объясняется, быть можетъ, тѣмъ, что 2—3 изъ нихъ съ промѣромъ въ 5 отнесены нами во вторую группу, такъ какъ онѣ неотличимы отъ доминантныхъ формъ.

Не менѣе ясны явленія доминированія и расщепленія при передачѣ по наслѣдству отношенія между малою высотою затылка и высотою затылочнаго отверстія (42 : 43). Какъ мы говорили уже выше, съ точки зрѣнія этого индекса должны быть противопоставлены другъ другу, съ одной стороны, фландры и ангорскіе (величина индекса 95 и выше), съ другой стороны, всѣ остальные наши кролики (величина индекса 95 и ниже). Обращаясь къ первому поколѣнію помѣсей, имѣемъ:

(Arg × B) : 115, 105, 105, т. е. рядъ 105 — 115 (M = 108);
(Ang × Arg) : 91, 82, 80,
$86^1/_2$, 95, т. е. рядъ 80 — 95 (M = 87);
(P × Ang) : 81, 81, 80,
90, 80, т. е. рядъ 80 — 90 (M = $82^1/_2$).

Здѣсь мы имѣемъ, очевидно, доминированіе различныхъ типовъ въ зависимости отъ породы, являющейся его носителемъ: при скрещиваніи фландра съ серебристымъ преобладаетъ высокій индексъ перваго, наоборотъ, при скрещиваніи другихъ породъ съ ангорской высокій индексъ послѣдней переходитъ въ рецессивное состояніе.

Что касается до второго поколѣнія этихъ гибридовъ, то ихъ индексы таковы:

$(Arg \times B)_2$: 100, $109^1/_2$, 71,
110, 80, $90^1/_2$, $86^1/_2$, т. е. рядъ 71 — 110 (M = $92^1/_2$);
$(Ang \times Arg)_2$: 83, $58^1/_2$, 76,
$66/^1/_2$, $85^1/_2$, т. е. рядъ $58^1/_2$ — $85^1/_2$ (M = 74);

Ang × (Ang × Arg) : 80,
72½, 100, 72½, 72½, т. е. рядъ 72½—100 (M = 79½);
P × (P × Ang) : 80, 75,
119, 119, т. е. рядъ 75—119 (M = 98).

Появленіе формъ съ низкимъ индексомъ въ результатѣ перваго скрещиванія и съ высокимъ индексомъ въ результатѣ послѣдняго скрещиванія можетъ быть объяснено только расщепленіемъ. Правда, и въ томъ и въ другомъ случаѣ рецессивныхъ формъ нѣсколько больше, чѣмъ требуется теоріей, но это скорѣе всего объясняется тѣмъ, что при всѣхъ скрещиваніяхъ было получено сравнительно малое число экземпляровъ, такъ что здѣсь не приходится претендовать на точное соблюденіе требуемыхъ теоріей отношеній. И, дѣйствительно, среди второго поколѣнія помѣси между ангорской и серебристой породой рецессивныхъ формъ (въ данномъ случаѣ съ высокимъ индексомъ) меньше, чѣмъ это нужно при моногибридномъ расщепленіи. Самый же фактъ существованія здѣсь этого явленія, конечно, стоитъ внѣ всякихъ сомнѣній.

Переходя къ послѣднему изъ нашихъ индексовъ, касающемуся отношенія большей высоты затылка къ высотѣ отъ synchondrosis sphenobasilaris до lambda (41 : 44), приходится сказать, что наличность при его наслѣдованіи менделистической наслѣдственности не такъ ясна, хотя все же очень вѣроятна, какъ это мы должны были признать и для двухъ другихъ разобранныхъ выше индексовъ (именно 70 : 71 и 36 : 35).

Съ точки зрѣнія даннаго затылочнаго индекса своеобразное положеніе среди всѣхъ другихъ занимаютъ ангорскіе кролики, у которыхъ это отношеніе близко къ 70 (69½—70½), тогда какъ у всѣхъ остальныхъ оно выше 72. У помѣсей ангорской породы съ серебристой и польской данный индексъ имѣетъ слѣдующій характеръ:

(Ang × Arg) : 75, 74, 72,
76, 72, т. е. рядъ 72—76 (M = 74);
(P × Ang) : 79, 79, 73½,
73, 73½, т. е. рядъ 73½—79 (M = 75½).

Доминированіе общераспространеннаго типа надъ свойственнымъ ангорской породѣ здѣсь совершенно несомнѣнно. Что касается до второго поколѣнія этихъ гибридовъ, то оно имѣетъ такіе индексы:

(Ang × Arg$_2$): 77$^1/_2$, 73, 71, 71$^1/_2$, 75, т. е. рядъ 71—77$^1/_2$ (M = 73$^1/_2$);
Ang × (Ang × Arg): 75, 73, 74, 69, 70$^1/_2$, т. е. рядъ 69—75 (M = 72$^1/_2$);
P × (P × Ang): 75, 73, 73, 73, т. е. рядъ 73—75 (M = 73$^1/_2$).

Здѣсь типично-рецессивныя формы съ низкимъ затылочнымъ индексомъ, какъ у ангорской породы (69—70$^1/_2$), имѣются лишь среди тричетвертикровныхъ ангорскихъ кроликовъ, гдѣ появленіе ихъ, конечно, менѣе доказательно. Среди чистаго второго поколѣнія такія формы отсутствуютъ, но значитъ ли это, что здѣсь нѣтъ расщепленія? Отнюдь нѣтъ, такъ какъ при 5 экземплярахъ второго поколѣнія легко можетъ и не оказаться рецессивныхъ формъ даже въ случаѣ моногибриднаго расщепленія. Между тѣмъ данная особенность можетъ зависѣть не отъ одной пары, а отъ двухъ паръ (такъ называемыхъ однозначныхъ) факторовъ: въ этомъ случаѣ рецессивныя формы должны попадаться гораздо рѣже—не какъ 1 на 3, а какъ 1 на 15 доминантныхъ. Что же мѣшаетъ намъ допустить, что именно таково положеніе вещей здѣсь или при наслѣдованіи отношенія длинъ скуловой дуги и носовой кости (36 : 35), гдѣ одна рецессивная форма пришлась на 11 доминантныхъ? Появленіе же рецессивныхъ формъ среди тричетвертикровныхъ ангорскихъ и явленіе доминированія дѣлаетъ очень вѣроятной менделистическую наслѣдственность и въ данномъ случаѣ.

Мы пришли къ концу поставленной нами задачи—прослѣдить, какъ наслѣдуются у помѣсей перваго и второго поколѣнія найденныя нами раньше характерныя особенности исходныхъ формъ. Каковъ же конечный результатъ, къ которому мы приходимъ? Онъ не допускаетъ какихъ либо колебаній и совершенно ясенъ изъ всего изложеннаго выше: краніологическія особенности кроликовъ наслѣдуются по законамъ Менделя

съ явленіями преобладанія или промежуточнаго характера гибридовъ въ первомъ поколѣніи и расщепленія во второмъ, причемъ нѣкоторыя отступленія отъ идеальныхъ числовыхъ отношеній всецѣло объясняются сравнительно малымъ числомъ полученныхъ нами гибридовъ или трансгрессивнымъ характеромъ данныхъ особенностей (о чемъ дальше). Правда, по отношенію къ тремъ изъ разобранныхъ нами выше характерныхъ индексовъ (70 : 71, 36 : 35, 41 : 44) мы выражались болѣе осторожно, что по отношенію къ нимъ менделистическая наслѣдственность лишь очень вѣроятна, но ясно, что и здѣсь не можетъ быть дано какого-нибудь иного объясненія и все найденное и о наслѣдованіи этихъ признаковъ вполнѣ гармонируетъ съ нашимъ общимъ выводомъ. Не слѣдуетъ забывать, что при сравнительно маломъ числѣ опытныхъ животныхъ и трансгрессивномъ характерѣ изслѣдованныхъ особенностей нельзя было отнюдь и расчитывать получить всюду вполнѣ яркій по своей ясности матеріалъ.

Мы имѣли до сихъ поръ дѣло лишь съ характерными индексами кроличьихъ череповъ и не касались ихъ общей величины. Вопросъ о наслѣдованіи послѣдней насъ вообще мало интересовалъ, да и нашъ матеріалъ былъ мало пригоденъ для его разрѣшенія. Впрочемъ, едва ли теперь можно сомнѣваться въ томъ, что и общая величина черепа наслѣдуется отнюдь не по типу промежуточной наслѣдственности, какъ это казалось когда то Кэстлю (1), а также по законамъ менделистической наслѣдственности. Въ послѣднемъ насъ убѣждаютъ данныя, находящіяся въ работѣ Мэкъ Довелля (3), вообще же вопросъ о менделистическомъ наслѣдованіи вѣса, размѣровъ и т. п. можетъ, какъ намъ кажется, считаться окончательно рѣшеннымъ послѣ появленія изслѣдованія Пённетта и Байли о наслѣдованіи вѣса тѣла у куръ (7).

Однако явленія расщепленія можно подмѣтить не только въ тѣхъ особенностяхъ строенія черепа, которыя подлежатъ измѣренію, какъ всѣ указанныя выше, но и въ его общемъ видѣ, описываемомъ въ краніологическихъ работахъ уже не на основаніи измѣреній, а по общему

получаемому отъ черепа впечатлѣнію подъ именемъ „морфологіи черепа". Нѣтъ словъ, въ подобной „морфологіи черепа" должно всегда заключаться не мало субъективнаго, особенно послѣ тѣхъ точныхъ измѣреній, съ которыми мы до сихъ поръ имѣли дѣло, но съ этой оговоркой мы можемъ на основаніи изображенныхъ на нашихъ таблицахъ череповъ констатировать наличность расщепленія и менделистической наслѣдственности даже среди особенностей, не поддающихся измѣренію и касающихся общаго habitus черепа.

На нашихъ таблицахъ рисунковъ изображены прежде всего черепа тѣхъ исходныхъ формъ, отъ которыхъ были получены различныя помѣси: рис. 1 представляетъ фотографическій снимокъ (въ натуральную величину) съ черепа самца фландра, рис. 9 и 12 изображаютъ такіе же снимки съ череповъ ангорскихъ кроликовъ, рис. 3 и 13—съ череповъ серебристыхъ кроликовъ, рис. 14—снимокъ съ черепа русской самки и рис. 7—съ черепа той польской (№ 403), которая была скрещена съ ангорскимъ самцомъ. Каждой породѣ свойственъ, конечно, помимо различія въ величинѣ извѣстный общій типъ черепа, выступающій и на нашихъ снимкахъ.

Отъ череповъ чистокровныхъ формъ мы переходимъ къ черепамъ помѣсей между ними. Первое поколѣніе въ смыслѣ общаго habitus черепа довольно однотипно, почему на нашихъ таблицахъ изображено обычно только по одному (наиболѣе типичному) черепу каждой помѣси перваго поколѣнія. Рис. 2 изображаетъ черепъ одной изъ самокъ F_1 между серебристымъ кроликомъ и фландромъ, рис. 8 черепъ такого же самца F_1 между польской и ангорской породой, рис. 15 и 16—черепа тоже самцовъ отъ скрещиванія ангорской и серебристой и серебристой и русской породы. Эти рисунки помѣщены всюду рядомъ съ изображеніями соотвѣтствующихъ исходныхъ формъ, почему по нимъ не трудно убѣдиться, что въ смыслѣ общаго типа черепа первое поколѣніе занимаетъ обыкновенно промежуточное положеніе между исходными формами. Исключеніе составляетъ лишь помѣсь между серебристой и ангорской породой, гдѣ, какъ видно изъ сравненія

рис. 15 съ рис. 12 и 13, въ первомъ поколѣніи почти преобладаетъ типъ черепа, свойственный ангорскимъ кроликамъ.

Во второмъ поколѣніи помѣсей не наблюдается уже того однообразія, какъ въ F_1, и въ отношеніи общаго habitus черепа: напротивъ, здѣсь можно всюду подмѣтить у однихъ череповъ сходство съ черепами перваго поколѣнія, у другихъ съ черепомъ той или другой изъ исходныхъ формъ, т. е. и въ этомъ отношеніи, повидимому, имѣетъ мѣсто расщепленіе.

Обратимся для иллюстраціи даннаго явленія снова къ нашимъ рисункамъ. На рис. 4—6 изображены черепа трехъ гибридовъ второго поколѣнія между серебристой породой и фландромъ, при чемъ всѣ они—дѣти одной матери (см. рис. 2) и одного отца. Въ первомъ изъ нихъ (рис. 4) въ смыслѣ его общаго облика я усматриваю сходство съ обликомъ черепа его дѣда—фландра (рис. 1), въ третьемъ (рис. 6) такое же сходство съ бабкой—серебристой самкой (рис. 3). Средній черепъ (рис. 5) больше всего похожъ на черепа перваго поколѣнія (рис. 2), и таково вообще большинство череповъ среди F_2 данной помѣси.

Другой примѣръ относится къ помѣсямъ между русской и серебристой породой. Рис. 20—22 изображаютъ черепа 3 экземпляровъ второго поколѣнія этой помѣси, также являющихся дѣтьми одной матери и одного отца (см. рис. 16). Въ первомъ изъ нихъ (рис. 20) можно усмотрѣть сходство съ черепомъ его дѣда—серебристаго кролика (рис. 13), во второмъ (рис. 21) съ черепами перваго поколѣнія этой помѣси (рис. 16) и въ третьемъ (рис. 22) съ черепомъ бабки—русской самки (рис. 14). Попробовавъ разбить всѣ черепа F_2 этой помѣси на подобныя три группы, я получилъ слѣдующія цифры: сходныхъ съ серебристой породой—5, сходныхъ съ F_1—11, сходныхъ съ русской породой—4. Эти цифры говорятъ, конечно, сами за себя, несмотря на значительную субъективность подобной группировки.

Замѣтно расщепленіе въ общемъ типѣ черепа и тамъ, гдѣ, какъ при скрещиваніи ангорскихъ и серебристыхъ кроликовъ, въ первомъ поколѣніи доминируетъ одинъ

изъ исходныхъ типовъ (въ данномъ случаѣ ангорскій—см. рис. 15). Этотъ же типъ свойственъ большинству экземпляровъ второго поколѣнія данной помѣси—какъ среди собственно F_2 (рис. 17), такъ и среди тричетвертикровныхъ формъ $F_1 \times P$ (рис. 19). Однако среди тѣхъ и другихъ наблюдалось по одному черепу другого типа (рис. 18), который больше всего напоминаетъ черепа ихъ предковъ—серебристыхъ кроликовъ.

Замѣтно, наконецъ, расщепленіе въ общемъ типѣ черепа даже тамъ, гдѣ вмѣсто собственно второго поколѣнія (F_2) удалось получить лишь тричетвертикровныя формы ($F_1 \times P$), какъ это было у помѣси между польской и ангорской породой. Среди 4 экземпляровъ этихъ формъ наблюдалось два, болѣе похожихъ на черепа F_1 (см. рис. 11 и сравни его съ рис. 8), и два, болѣе близкихъ къ черепу матери—бабушки польской самки (см. рис. 10 и сравни его съ рис. 7).

Повторяемъ, мы далеко не увѣрены въ справедливости всѣхъ этихъ группировокъ и готовы заранѣе признать въ нихъ много субъективнаго элемента. Конечно, такія группировки череповъ по ихъ общему habitus, сходству или различію съ черепами тѣхъ или иныхъ формъ отнюдь не приходится ставить на одну доску съ точными измѣреніями череповъ и вычисленіемъ по нимъ извѣстныхъ индексовъ. Однако и отрицать наличность расщепленія при передачѣ общаго типа черепа тоже не приходится и оно кажется намъ несомнѣннымъ, хотя бы въ томъ или иномъ случаѣ мы приняли за подобное расщепленіе нѣчто сюда не относящееся. Разъ наслѣдуются по законамъ Менделя отдѣльныя характерныя особенности черепа и, вѣроятно, его общая величина, не можетъ не менделировать общій habitus черепа, и мы можемъ спокойно смотрѣть на изображенные на нашихъ таблицахъ рисунки, какъ на иллюстрацію этого явленія, хотя не закрываемъ глаза на то, что при этомъ нельзя избѣжать нѣкоторыхъ ошибокъ, невозможныхъ тамъ, гдѣ имѣются точныя цифры.

Такимъ образомъ, конечный выводъ, къ которому мы приходимъ, это наслѣдованіе и характерныхъ

индексовъ черепа, и его величины, и его общаго типа по законамъ Менделя, на которые сводимы, какъ показываютъ новѣйшія изслѣдованія, рѣшительно всѣ случаи наслѣдованія какихъ бы то ни было особенностей организмовъ.

Наслѣдованіе трансгрессивныхъ особенностей при скрещиваніи.

Разбирая наслѣдованіе характерныхъ индексовъ кроличьихъ череповъ, мы имѣли все время дѣло съ особенностями, носящими трансгрессивный характеръ, и теперь намъ хотѣлось бы коснуться вопроса о наслѣдованіи подобныхъ особенностей съ чисто теоретической стороны. Послѣднее тѣмъ болѣе необходимо, что вопросъ этотъ почти не затрагивался въ литературѣ и въ большихъ сводкахъ по наслѣдственности, если объ этомъ и упоминается, то дѣло не идетъ дальше утвержденія, что наличность трансгрессивной измѣнчивости сильно затрудняетъ анализъ опытовъ скрещиванія и установленіе во второмъ поколѣніи расщепленія. Однако этого еще мало, и мы попытаемся выяснить болѣе подробно, какія при этомъ могутъ получаться спеціальныя отношенія.

Возьмемъ для простоты два болѣе короткихъ ряда, заходящихъ другъ за друга на сравнительно большой части ихъ общаго протяженія. Обозначая буквами классы, на которые могутъ быть разбиты оба ряда и цифрами число членовъ въ каждомъ изъ нихъ, получаемъ:

	A	B	C	D	E	F
I рядъ	1	3	3	1	—	—
II „	—	—	1	3	3	1

Не трудно видѣть, что безъ біологическаго анализа эти два ряда должны производить впечатлѣніе одного, а именно:

A	B	C	D	E	F
1	3	4	4	3	1

Предположимъ теперь, что представители двухъ подобныхъ рядовъ, отличающихся только своими средними величинами (въ I ряду $M = B^1/_2$, во II ряду $M = D^1/_2$), скрещиваются: какой характеръ будетъ имѣть ихъ потомство въ первомъ и во второмъ поколѣніи?

Что касается до перваго поколѣнія гибридовъ, то здѣсь возможны два случая (съ переходами между ними, на которыхъ мы останавливаться уже не будемъ): во первыхъ, полное доминированіе одного типа надъ другимъ и, во-вторыхъ, промежуточный характеръ потомства. Въ первомъ случаѣ, если доминируетъ типъ, скажемъ, I ряда, F_1 будетъ носить слѣдующій характеръ:

A	B	C	D	
1	3	3	1	$M = B^1/_2$.

Во второмъ случаѣ средняя должна смѣститься и расположиться между средними обоихъ исходныхъ рядовъ, при чемъ, если это произойдетъ совершенно симметрично, то мы въ правѣ ожидать, что F_1 приметъ такой видъ:

B	C	D	E	
1	3	3	1	$M = C^1/_2$.

Расщепленіе во второмъ поколѣніи (мы предполагаемъ, конечно, что дѣло идетъ о простомъ моногибридномъ скрещиваніи) произойдетъ различно въ зависимости отъ того, доминировалъ ли въ первомъ поколѣніи помѣси одинъ изъ переходныхъ типовъ или оно носило промежуточный характеръ. Въ первомъ случаѣ F_2 будетъ слѣдовать формулѣ (3 D + 1 R), во второмъ же—формулѣ (1 D + 2 DR + 1 R), и результаты получатся, конечно, въ томъ и въ другомъ случаѣ различные.

Начнемъ съ перваго изъ этихъ случаевъ. При этомъ F_2 получаетъ слѣдующій видъ:

	A	B	C	D	E	F
Типъ I . . .	3	9	9	3	—	—
„ II . . .	—	—	1	3	3	1
	3	9	10	6	3	1
	12		16		4	

Мы разбиваемъ относящіяся сюда формы на три группы: къ первой (A, B) принадлежатъ свойственныя лишь первому ряду, ко второй (C, D) свойственныя обоимъ и къ третьей (E, F) свойственныя лишь второму ряду. Если не считать средней группы, то отношеніе двухъ другихъ здѣсь такое же, какъ и при нормальномъ моногибридномъ расщепленіи, т. е. 3 : 1.

Иной результатъ получается во второмъ поколѣніи, если первое носило промежуточный характеръ. Въ самомъ дѣлѣ, слѣдуя формулѣ (1 D + 2 DR + 1 R), F_2 получаетъ при этомъ такой видъ:

	A	B	C	D	E	F
Типъ I . . .	1	3	3	1	—	—
„ F_1 . . .	—	2	6	6	2	—
„ II . . .	—	—	1	3	3	1
	1	5	10	10	5	1
	6		20		6	

Разбивая и здѣсь полученныя нами формы на тѣ же три группы, мы наблюдаемъ уже, что первая и третья изъ нихъ, т. е. свойственныя или только первому или только третьему ряду, равны другъ другу и преобладанія какого-нибудь одного изъ исходныхъ типовъ надъ другимъ отнюдь не замѣчается, какъ это вообще бываетъ въ случаѣ промежуточнаго характера F_1.

Мы брали для примѣра очень короткіе ряды, заходящіе другъ за друга на довольно большой части своего общаго протяженія: однако дѣло отнюдь не измѣнится, если взять, наоборотъ, болѣе длинные ряды съ захожденіемъ на сравнительно короткой части ихъ протяженія, хотя бы два такихъ ряда:

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
I рядъ .	1	4	6	4	1	—	—	—	—
II „ .	—	—	—	—	1	4	6	4	1

И въ этомъ случаѣ при расщепленіи появляются оба крайнихъ типа, при чемъ ихъ отношеніе другъ къ

другу равно или 3:1 или 1:1, въ зависимости отъ того, наблюдается ли здѣсь доминированіе одного типа надъ другимъ или промежуточный характеръ гибридовъ.

До сихъ поръ расщепленіе въ F_2 при скрещиваніи особей съ трансгрессивными особенностями не отличалось отъ нормальнаго и, чтобы подмѣтить его, мы должны были только не обращать вниманія на общіе для обоихъ исходныхъ рядовъ формы, отношеніе же крайнихъ классовъ было типичнымъ—3:1 или 1:1. Однако при этомъ могутъ получаться и иныя отношенія, которыя легко могутъ привести насъ въ смущеніе, если мы не примемъ во вниманіе этой возможности заранѣе. Получается это въ тѣхъ случаяхъ, когда данная особенность зависитъ не отъ одной пары, а отъ нѣсколькихъ, такъ называемыхъ однозначныхъ, факторовъ. Приведемъ какой-нибудь примѣръ подобнаго рода.

Предположимъ, дѣло идетъ о скрещиваніи представителей тѣхъ же двухъ рядовъ, съ которыми мы имѣли дѣло и раньше, т. е. $\binom{A\,B\,C\,D}{1\,3\,3\,1}$ и $\binom{C\,D\,E\,F}{1\,3\,3\,1}$, но только различіе между ними вызывается двумя парами наслѣдственныхъ факторовъ, т. е. на языкѣ менделистическихъ символовъ одинъ изъ нихъ является $R_1\,R_1\,R_2\,R_2$, другой же—$r_1\,r_1\,r_2\,r_2$. Первое поколѣніе здѣсь должно имѣть наслѣдственный составъ $R_1\,r_1\,R_2\,r_2$ и внѣшній видъ $\binom{B\,C\,D\,E}{1\,3\,3\,1}$. Во второмъ поколѣніи происходитъ расщепленіе, при чемъ число наслѣдственныхъ факторовъ у получающихся особей распредѣлится такимъ образомъ:

4 гена	3 гена	2 гена	1 генъ	0 геновъ
1	4	6	4	1

Допустимъ, что при наличности 3 и 4 факторовъ, какъ въ первомъ ряду, особи имѣютъ видъ $\binom{A\,B\,C\,D}{1\,3\,3\,1}$, при наличности 1 или 2 факторовъ, какъ въ F_1, видъ $\binom{B\,C\,D\,E}{1\,3\,3\,1}$ и при полномъ отсутствіи этихъ геновъ, какъ во второмъ ряду, видъ $\binom{C\,D\,E\,F}{1\,3\,3\,1}$. Тогда F_2 принимаетъ слѣдующій характеръ:

	A	B	C	D	E	F
Типъ I . . .	5	15	15	5	—	—
„ F_1 . . .	—	10	30	30	10	—
„ II . . .	—	—	1	3	3	1
	5	25	46	38	13	1
	30		84		14	

Здѣсь, такимъ образомъ, за вычетомъ группы особей, свойственныхъ обоимъ исходнымъ рядамъ, отношеніе свойственныхъ только одному или только другому уже не 3:1 и не 1:1, а 2:1—отношеніе, мало характерное при всякомъ расщепленіи.

Такое же мало характерное отношеніе можетъ получиться и въ другихъ случаяхъ, хотя бы при скрещиваніи представителей рядовъ $\binom{A\ B\ C\ D\ E\ F}{1\ 5\ 10\ 10\ 5\ 1}$ и $\binom{D\ E\ F\ G\ H\ I}{1\ 5\ 10\ 10\ 5\ 1}$, если различіе между ними сводится къ 3 парамъ однозначныхъ факторовъ. Возможны здѣсь, конечно, и иныя отношенія кромѣ тѣхъ трехъ, которыя мы уже указали, но выводъ ихъ представляется намъ уже излишнимъ.

Такимъ образомъ, мы приходимъ къ слѣдующимъ выводамъ о наслѣдованіи трансгрессивныхъ особенностей. При скрещиваніи другъ съ другомъ особей, отличающихся особенностями трансгрессивнаго характера, въ случаѣ менделистической наслѣдственности F_1 можетъ имѣть самый разнообразный характеръ: его средняя величина можетъ совпадать съ средней одной изъ родительскихъ формъ и быть промежуточной между ними—словомъ, оно не характерно. Въ F_2 средняя величина можетъ оставаться такой же, какъ въ F_1, и нѣсколько отличаться отъ нея—это тоже несущественно, характерно же здѣсь появленіе особей съ крайними особенностями обоихъ скрещивающихся типовъ, при чемъ отношеніе тѣхъ и другихъ другъ къ другу можетъ быть самымъ различнымъ, какъ 3:1, 2:1, 1:1, а также они могутъ находиться и въ другихъ отношеніяхъ.

Значеніе полученныхъ результатовъ для краніологіи.

Резюмируя полученные нами въ обѣихъ частяхъ нашего изслѣдованія результаты, мы приходимъ къ слѣдующимъ выводамъ:

1) наличность абсолютныхъ краніологическихъ различій между близкими видами отнюдь необязательна и въ очень многихъ случаяхъ при этомъ наблюдаются лишь относительныя различія въ среднихъ величинахъ, при захожденіи своими крайними членами одного ряда за другой, т. е. здѣсь имѣетъ мѣсто трансгрессивная измѣнчивость;

2) къ различію лишь среднихъ величинъ и явленіямъ трансгрессивной же измѣнчивости относятся краніологическія различія между породами кроликовъ и другихъ домашнихъ животныхъ—все различіе между расовыми и видовыми отличіями въ черепѣ сводится къ бо́льшему непостоянству пе́рвыхъ, которое объясняется постоянными скрещиваніями между породами домашнихъ животныхъ;

3) при скрещиваніяхъ краніологическія особенности исходныхъ формъ наслѣдуются по законамъ Менделя съ явленіями преобладанія или промежуточнаго характера гибридовъ въ первомъ поколѣніи и расщепленія во второмъ, при чемъ возможныя здѣсь иногда отступленія отъ идеальныхъ числовыхъ отношеній могутъ быть объяснены трансгрессивнымъ характеромъ этихъ особенностей;

4) при скрещиваніи особей, отличающихся другъ отъ друга особенностями трансгрессивнаго характера, въ случаѣ менделистической наслѣдственности характерно лишь появленіе при расщепленіи во второмъ и въ слѣдующихъ поколѣніяхъ особей съ крайними особенностями обоихъ исходныхъ типовъ, при чемъ

отношеніе ихъ другъ къ другу можетъ быть самымъ различнымъ—какъ 3:1, какъ 2:1, какъ 1:1 и т. д.

Каково значеніе полученныхъ нами результатовъ въ частности для краніологіи? Лично мнѣ оно кажется довольно существеннымъ, такъ какъ и самый характеръ краніологическихъ различій между породами былъ до сихъ поръ во многомъ довольно неясенъ, а, главное, о способѣ наслѣдованія ихъ не было совершенно никакихъ точныхъ данныхъ, почему при этомъ можно было предполагать все что угодно, хотя бы пресловутую промежуточную наслѣдственность, что и допускалось, дѣйствительно, иногда. Теперь, какъ мнѣ кажется, мы имѣемъ болѣе твердую почву подъ ногами, что не можетъ не отразиться на многихъ выводахъ, къ которымъ мы будемъ приходить при разборѣ тѣхъ или другихъ данныхъ. Пояснимъ это примѣромъ, который я нарочно беру изъ болѣе новыхъ работъ, именно изъ прекраснаго изслѣдованія Пира о свиныхъ расахъ (6).

Рѣчь идетъ въ данномъ случаѣ о томъ, въ какихъ отношеніяхъ стоитъ ископаемая торфяниковая свинья (*Sus scrofa palustris*) къ двумъ дикимъ формамъ, отъ которыхъ она можетъ происходить, именно къ европейскому кабану *Sus scrofa ferus* и къ индійской свиньѣ *Sus vittatus*.

Къ числу наиболѣе важныхъ различій этихъ двухъ дикихъ видовъ другъ отъ друга относится отмѣченная еще Г. Натузіусомъ (4) форма слёзной кости: у европейскаго вида ея длина больше высоты, а у индійскаго наоборотъ. Пира приводитъ въ своей работѣ эти отношенія въ видѣ слёзнаго индекса, при чемъ высота слёзной кости принимается имъ за 1, и получаетъ для изслѣдованныхъ имъ и другими авторами череповъ *Sus scrofa ferus* рядъ 1,27—2,35, а для череповъ *Sus vittatus* рядъ 0,47—1,45.

Подобное захожденіе одного ряда за другой, т. е. ихъ трансгрессивный характеръ, для насъ совершенно ясно, разъ эти виды дѣйствительно близки другъ къ другу. Однако, Пира, видимо, смущаетъ это явленіе, и онъ склоненъ откинуть два черепа *Sus vittatus* съ индексомъ въ 1,25 и 1,45, признавъ ихъ за сомнительные, такъ что въ этомъ случаѣ рядъ для *Sus vittatus* становится гораздо

короче, именно 0,47—1,00. Нечего и говорить, что едва ли это такъ и, напротивъ, захожденіе одного ряда за другой не только ничему не мѣшаетъ, но, пожалуй, даже болѣе вѣроятно въ данномъ случаѣ.

Что касается до слёзнаго индекса торфяниковой свиньи, происхожденіе которой является искомымъ, то у этой формы онъ колеблется, какъ видно по даннымъ, собраннымъ Пира, отъ 0,90 до 1,80, при чемъ больше половины изъ нихъ лежитъ въ предѣлахъ колебанія этой величины у европейскаго *Sus scrofa ferus*. Здѣсь наблюдается, такимъ образомъ, какъ бы смѣшеніе обоихъ типовъ, но Пира указываетъ, что однажды при изслѣдованіи двухъ современныхъ свиныхъ череповъ одной и той же расы изъ Норвегіи онъ наблюдалъ у одного индексъ типа *S. scrofa*, у другого же типа *S. vittatus*, и это позволяетъ ему притти къ заключенію, что всетаки торфяниковая свинья относится къ первому изъ этихъ видовъ и индійскій видъ совсѣмъ не участвовалъ въ ея образованіи.

Нечего и говорить, что мы отнеслись бы совершенно иначе къ этимъ даннымъ. Послѣ того, что мы наблюдали въ результатѣ скрещиванія различныхъ кроличьихъ породъ, насъ нисколько не удивило бы появленіе даже у потомковъ одной пары особей особенностей, частью характерныхъ для одного типа, частью для другого. Это дало бы намъ только право утверждать, что данныя особи имѣютъ гибридное происхожденіе и у ихъ потомковъ произошло расщепленіе. Что же касается до торфяниковой свиньи, то наличность среди ея череповъ слёзныхъ индексовъ, характерныхъ для обоихъ дикихъ видовъ, чрезвычайно сильно говоритъ, по нашему мнѣнію, въ пользу происхожденія этой формы отъ двухъ данныхъ видовъ, какъ результата ихъ смѣшенія. Правда, Пира допускаетъ, что длинная слёзная кость *Sus scrofa* въ результатѣ одомашненія можетъ укорачиваться, но для доказательства этого положенія нужно привести больше данныхъ, чѣмъ это сдѣлано въ его работѣ. Пока же объясненіе отношеній въ слёзныхъ костяхъ у торфяниковой свиньи расщепленіемъ благодаря скрещиванію кажется мнѣ наиболѣе подходящимъ и согласующимся съ тѣмъ, что мы видѣли выше у кроликовъ.

Теперь становится яснымъ, какимъ образомъ на основаніи краніологическихъ данныхъ можно дѣлать выводы объ участіи тѣхъ или иныхъ видовъ въ образованіи породъ какой-нибудь домашней формы. При этомъ необходимо прежде всего точно установить краніологическія отличія исходныхъ дикихъ формъ другъ отъ друга, учтя непремѣнно и ихъ трансгрессивный характеръ, на что до сихъ поръ зачастую обращалось мало вниманія. Зная колебанія и среднюю величину тѣхъ или иныхъ характерныхъ индексовъ черепа у дикихъ видовъ, претендующихъ на званіе предковъ какой-нибудь домашней формы, необходимо выяснить колебанія и среднія величины этихъ же особенностей у различныхъ породъ послѣдней. Если какой-нибудь изъ дикихъ видовъ принималъ участіе въ ихъ образованіи, мы непремѣнно должны встрѣтить свойственныя ему особенности въ черепахъ нѣкоторыхъ домашнихъ формъ, такъ какъ процессъ гибридизаціи обычно сопровождается расщепленіемъ и, не смотря на явленія доминированія или промежуточнаго характера въ первомъ поколѣніи гибридовъ, даже чисто рецессивныя особенности не исчезаютъ совершенно, а время отъ времени появляются вновь. Конечно, если участіе подобнаго дикаго вида было очень небольшимъ, чисто случайнымъ, мы можемъ и не найти его особенностей у нашихъ домашнихъ формъ, но признаки ихъ главныхъ предковъ непремѣнно должны проявляться благодаря менделистической наслѣдственности, управляющей и наслѣдованіемъ краніологическихъ особенностей.

Выводъ этотъ можетъ показаться заключающимъ въ себѣ мало новаго—однако теперь въ справедливости его у насъ можетъ быть полная увѣренность, чего совершенно не было и не могло быть, пока допускалось, напримѣръ, что особенности строенія черепа наслѣдуются по типу промежуточной наслѣдственности (вообще, повидимому, не существующему въ природѣ). Въ этомъ мы видимъ одинъ изъ главныхъ результатовъ нашего изслѣдованія, который не можетъ не быть использованнымъ при дальнѣйшей разработкѣ краніологическихъ данныхъ.

Сентябрь 1916 года.

Таблицы измѣреній.

1. Исходн

		B.				Ап		
	№	411	412	413	M	407	408	44
	Полъ	♂	♀	♂	—	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	ad.	18	18	—	ad.	ad.	12
1	Базилярная длина	82,5	93	90	88,50	75	74,5	75
2	Базальная длина	84,5	97	94,5	92,00	78,5	78,5	78
3	Наибольшая длина черепа	104	117	113	111,33	94	95	96
4	Верхняя длина мозгового черепа	66	73	73	70,66	60,5	61,5	60
5	„ „ лицевого черепа	53,5	61	58	57,50	48	47	49
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	46	54	53	51,00	42	42	41
7	Отъ basion до основанія spina palatina	44	48	46	46,00	39,5	40	40
8	Базикраніальная ось	27	29,5	30	28,83	25,5	25	25
9	Базифаціальная ось	61	71	69	67,00	55	55	56
10	Отъ inion до lambda	13,5	18	17	16,16	13,5	14	14
11	Длина затылочной платформы	9,5	13	13	11,83	10,5	11	11
12	„ межтеменной кости	4	5	4	4,33	3	3	3
13	„ sutura sagittalis	19	18	18,5	18,50	18,5	18,5	19
14	„ sutura frontalis	38	42,5	44	41,50	33,5	35	32
15	„ sutura nasalis	43,5	47,5	45,5	45,50	38	37	39
16	„ носового отверстія	13,5	16	16	15,16	11,5	11,5	12
17	„ нёба	41,5	48,5	47,5	45,83	38	37	37
18	„ foramen incisivum	30	34	32,5	32,16	26,5	27	27
19	„ твердаго нёба	8	10	11	9,66	8	7,5	7
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	4	4,5	5	4,50	3,5	3	3

о р м ы (P).

Arg.					R.								P.		
50	451	452	453	M[1])	405	406	443	444	445	446	447	M[2])	403	404	M.
♀	♂	♂	♂	—	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	—
12	11	12	9	—	ad.	ad.	6	12	12	9	15	—	ad.	ad.	—
68	67	72	70,5	71,30	70,5	74	63	72	71	68	70	70,91	64,5	68.5	66.50
72,5	71	76	75	75,50	74,5	78	66,5	75,5	74,5	71,5	73,5	74,58	68,5	72,5	70,50
89	87,5	91,5	90	90,10	90,5	93	81	92	91,5	87	90,5	90,75	83	89	86,00
57	52	60	58	59,60	57	61	52	57	59.5	56,5	58,5	58,25	55	58	56.50
39	42,5	40	42	41,30	42	43	37,5	45	43,5	41	42,5	42,83	38,5	42,5	40,50
39	38.5	39	39	39,40	38	39,5	34	38,5	38	36	37	37.83	36	38	37,00
35	34	39	38	38,10	38,5	40,5	34	39	38,5	37	38	38.58	35	37	36,00
22,5	21,5	24	23	23,80	24	25,5	22	24	24	23	24,5	24,16	22,5	23	22.75
50	51	51,5	52	51,90	51	52	45,5	52,5	52	49	50	51.08	48	51	49,50
13.5	12,5	14	14	13,90	12	15	12,5	12,5	13	13	14	13.25	10,5	13	11,75
11	10	11	10,5	10,70	8,5	11	10	9,5	10.5	10	11,5	10,16	7,5	9,5	8,50
2,5	2,5	3	3,5	3,20	3,5	4	2,5	3	2,5	3	2,5	3,08	3	3,5	3,25
17	17,5	16,5	17	17,30	18,5	18	16	17,5	19	18	19	18,33	17	19	18.00
33	29,5	34,5	33	34,50	30	34	29	31	32,5	31	31	31,58	33	32	32,50
29,5	34,5	32	34	32,60	33	34,5	31	36,5	34,5	32,5	35.5	34,41	31	34	32,50
10	10	10,5	10	10,40	10,5	11,5	9	10,5	11,5	10,5	11	10,91	10	11	10.50
34	34,5	34	35	34.90	34	35	30.5	34,5	34,5	32	33,5	33,91	32,5	34	33.25
25	25	25	25,5	25,20	24	25,5	22,5	24,5	24,5	23,5	23,5	24,25	22,5	23,5	23,00
7.5	7	7,5	7,5	7,70	7	7	6	7	7	6	7	6.83	7,5	7,5	7,50
4,5	3	4,5	3,5	4,40	3,5	3	3,5	3	3	2	3	2,91	4	4,5	4,25

[1]) Промѣры № 451 не принимаются въ расчетъ.
[2]) Промѣры № 443 не принимаются въ расчетъ.

		B.				Ang.			
	№	411	412	413	M	407	408	448	44
	Полъ	♂	♀	♂	—	♀	♂	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	ad.	18	18	—	ad.	ad.	12	1
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina	4	5,5	6	5,16	4,5	4,5	4	
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis sphenobasilaris	30	33,5	31	31,50	26,5	26,5	26,5	2
23	Длина хоанъ	12,5	15	15	14,16	13	13	13,5	1
24	„ клиновидныхъ костей	23	24	24	23,66	19.5	19	19	1
25	„ basioccipitale	14	15	15	14,66	13	13	13	1
26	Отъ inion до скулового пункта	40,5	43	44—46	42,83	37,5	38	39	38-
27	„ скулового до альвеолярнаго пункта	75	85	81	80,33	66.5	67	66.5	6
28	Боковая длина мозгового черепа	34,5	38—40	37—40	37.33	32	33	33,5	33-
29	„ „ морды	49	57	54	53,33	45	44,5	44	4
30	Длина глазницы	31	34	34	33,00	27,5	28	28.5	2
31	„ зубного ряда	17	19	19	18,33	17	16	15.5	1
32	„ беззубаго пространства	32	37	35	34,66	28,5	28,5	28	2
33	Верхняя длина межчелюстной кости	57	64	63	61,33	52,5	52,5	51	5
34	Нижняя „ „ „	31	37	37	35,00	28,5	30	—	2
35	Косая длина носовой кости	51	55,5	56	54,16	46	45	46	4
36	Длина скуловой дуги	46	47,5	48	47,16	38,5	40	40	3
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	5	7—3,5	7—5,5	5,50	6	6	6,5	5,5
38	Длина bulla tympani	12.5	13	12,5	12.66	11,5	12	12	
39	„ надглазничной дуги	24—26	23—21	24—22	23.33	21,5	22—23,5	19	
40	„ слёзной кости	17	—	17	17,00	16	16	15	
41	Боольшая высота затылка	22,5	23	22,5	22,66	19	19,5	19,5	

Arg.					R.								P.		
450	451	452	453	M[1]	405	406	443	444	445	446	447	M[2]	403	404	M.
♀	♂	♂	♂	—	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	—
12	11	12	9	—	ad.	ad.	6	12	12	9	15	—	ad.	ad.	—
3	4	3	4	3,30	3,5	4	2,5	4	4	4	4	3,91	3,5	3	3,25
23,5	23	27,5	26.5	26,50	27	28	23,5	27	26	26	26	26,66	25	26.5	25,75
11,5	11,5	11,5	11,5	11,50	11	12	10,5	12,5	12,5	12	12	12,00	10,5	11	10,75
15	15	20	19	18,80	19,5	20,5	17,5	19,5	19	19	19.5	19,50	19	19,5	19,25
12	11,5	12	11	11,90	11,5	13	11	12	12	11	12	11,91	10,5	11	10,75
36 -37	35—36	37	36,5	37,10	35	38	33	37	36,5	36	37,5	36,66	34	35	34,50
62	61,5	63	63	63.60	64	65	58—56	64	65	61	62,5	63,58	59	63,5	61,25
1.5—32.5	30—32	33	32.5	33.10	31	33	29	32	32.5	31	32,5	32,00	29	32	30,50
39	39	39	40	40.50	41	42	36	41	41,5	39	39,5	40,66	37,5	40	38,75
26.5	26,5	27	26,5	27,20	26	28	26—23	28	27,5	27	27,5	27,33	26	27	26,50
16	15,5	16	15.5	15,90	16	16,5	14	16	16	15	14,5	15.66	15	16	15,50
25	25	25	26	26,00	26,5	27	24	26	26,5	25	25,5	26,08	23,5	25	24,25
46	46	47	47	47,40	48	50	43	48	49	45	47	47.83	42,5	45	43,75
—	26	26	26	—	26	—	22,5	26,5	—	—	25	—	24	25	24,50
38	39	40	41	40.40	40.5	42	38	44	43	40,5	43	42,16	37	40	38,50
38	37,5	39	38	38,90	37	42—41	36—34	40	40	38	41	39.58	35	37	36,00
6—6,5	5 - 6,5	7	6	6,25	6	4—4,5	5.5—4,5	5—5,5	5	5,5—6	4 - 4,5	5.08	6,5—5,5	7—6	6,25
9,5	9—10	10,5	10,5	10,40	11	11	11	11	11	11	11	11,00	10,5	11	10,75
19	18,5	20	16,5	19,40	20.5	21,5	16	20	21	19	21	20,50	19	21	20,00
—	—	—	14	—	—	—	12	15	—	14	13	—	14	15	14,50
20	20	20	19	19,80	20	19	17,5	20,5	20	19	19	19,58	19	19.5	19,25

[1]) Промѣры № 451 не принимаются въ расчетъ.
[2]) Промѣры № 443 не принимаются въ расчетъ.

		B.				Ang.			
	№	411	412	413	M	407	408	448	44
	Полъ	♂	♀	♂	—	♀	♂	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	ad.	18	18	—	ad.	ad.	12	12
42	Малая высота затылка	12,5	12	11	11,83	9.5	10,5	9,5	
43	Высота затылочнаго отверстія	10	11	11,5	10,83	9,5	9	10	
44	Отъ середины synchondrosis sphenobasilaris до lambda	29	30	31	30,00	27	28	28	2
45	Отъ передняго края прэсфеноида до sutura frontalis	18,5	19,5	19	19,00	18	17,5	17,5	1
46	„ основанія spina palatina до nasion	25	27	27	26,33	23	22	23	2
47	„ передняго края for. incisivum до передняго конца sut. nasalis	19,5	22	23	21,50	17	17	17	1
48	„ basion до nasion	60	65	65	63,33	54	54	52	4
49	Высота глазницы	23	23	23	23,00	22	22,5	21	2
50	Наибольшая ширина черепа	44,5	45	48	45,83	41	43	42	4
51	„ „ мозгового черепа	29,5	28	29	28,83	29	30	29,5	2
52	„ „ затылка	32	34	33	33,00	30	30,5	30,5	3
53	Ширина морды между углами глазницы	34	38	36	36,00	31,5	32	31,5	3
54	„ „ „ краями альвеолъ	26,5	28	28	27,50	24,5	25	25	2
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	12	12	12,5	12,16	10,5	12	11	
56	Наибольшая ширина межтеменной кости	10	10,5	10,5	10,33	9	10	10	
57	„ „ теменныхъ костей	25	27	27	26,33	24	25	26	
58	Наименьшая ширина лобной кости	11,5	13	12,5	12,33	11	11,5	12	
59	Ширина лобной кости между краями надглазничныхъ дугъ	25	26	26,5	25.83	24	23,5	24	
60	Ширина надглазничной дуги	5,5	5	6,5	5,66	6	5	5,5	
61	Ширина между задними концами надглазничныхъ дугъ	27	29	29	28,33	24	25	27	

Arg.						R.								P.		
10	450	451	452	453	M[1])	405	406	443	444	445	446	447	M[2])	403	404	M.
♂	♀	♂	♂	♂	—	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	—
d.	12	11	12	9	—	ad.	ad.	6	12	12	9	15	—	ad.	ad.	—
9	9	8	9	8	8.80	8,5	8,5	5,5	9	8	8	8	8,33	8,5	9,5	9,00
1	11	12	11	11	11,00	11,5	10,5	12	11,5	12	11	11	11,25	10,5	10	10,25
6,5	26,5	27	26	25,5	26,20	25	26,5	23,5	26	26,5	25	26	25,83	24	26	25,00
7	16.5	15,5	17	16,5	16,80	16,5	17	16	17	17	16,5	17	16,83	15,5	16	15,75
1.5	19	19	20	20	20,30	19,5	20,5	19	22	21,5	19,5	22	20,83	19	20	19,50
5.5	15	15	15	15	15.20	14,5	15	13,5	15.5	15	14,5	15,5	15,00	14,5	15	14,75
1	48	44	53,5	51,5	52.20	50	54	46	50,5	51	49	50	50.75	49	50	49,50
2	20.5	20	21	20,5	21,00	20	21	19—18	21	20	20	21	20.50	20	20,5	20.25
2.5	42,5	42	42	41	42,00	40	42	39	43	41	41	41	41.33	38	40	39,00
9.5	30.5	30	30	29	29,70	27,5	28	27	28,5	28	28	27	27,83	28	27	27,50
8.5	28.5	27.5	28	27.5	28.40	28	30	27.5	29	30	28	30	29,16	27	27	27,00
2	31	33	32	31	31.80	32	34	28,5	32,5	31,5	31	31	32,00	28.5	30	29,25
4,5	23.5	25	24,5	24	24,30	24,5	24,5	22	24,5	24	23,5	23,5	24,08	22	23	22,50
1	10	11	9	10,5	10,10	10,5	12,5	10.5	11	11	12	11	11,33	9	8.5	8,75
1	9	9,5	10	10	9,80	9	9,5	9	10	10	9,5	8,5	9,41	7	8.5	7,75
28	28	28	28	27	27.50	23	24	24	24,5	24,5	24	23	23,83	25	26	25,50
2	12.5	13	13	13,5	12,90	9	10,5	11	10	10	11	10	10.08	12	10,5	11,25
28	23	23	24	22	24.70	19,5	20.5	18	20	20.5	18.5	19,5	19,75	20	19,5	19,75
6	5	5	5	4	5.00	4,5	4	3	4	4	3,5	4	4,00	3.5	4	3,75
9	27	28	29	26	27,80	23,5	23,5	23	24,5	25	24	25	24,25	24	22,5	23,75

[1]) Промѣры № 451 не принимаются въ расчетъ.
[2]) Промѣры № 443 не принимаются въ расчетъ.

		B.				Ang.			
	№	411	412	413	M	407	408	448	449
	Полъ	♂	♀	♂	—	♀	♂	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	ad.	18	18	—	ad.	ad.	12	12
62	Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ	25	29	28	27,33	28	28	25	25
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	18	22,5	22	20,83	19.5	18,5	17.5	19
64	Ширина между концами rami frontales межчелюстныхъ костей	19	23	23,5	21,83	20,5	19,5	18,5	20
65	Ширина носового отверстія	10,5	13	13	12,16	10	10	8,5	9
66	Ширина между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ	10	10	10,5	10,16	9	9	9	9
67	Ширина между наружными углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ	4.5	5	5	4,83	4	4	4	4
68	Ширина foramen incisivum у твердаго нёба	9	11	11	10,33	9	8,5	10	10
69	Ширина твердаго нёба	14	16	15,5	15.16	14	14.5	14	14
70	Передняя ширина зубного ряда	12	13	13	12,66	12,5	12.5	12,5	12
71	Задняя ширина зубного ряда	14	16	16	15,33	12,5	13,5	13,5	13
72	Наибольшая ширина хоанъ	6	7	6,5	6.50	7	7	7	7
73	Наибольшая ширина между laminae laterales proc. pterygoidei	18,5	20	21,5	20,00	19	19	18	19
74	Наибольшая ширина basioccipitale	13	15.5	15	14,50	12,5	12	12,5	12
75	„ „ bulla tympani	8,5	9,5	9	9,00	9	9	8,5	8
76	Наибольшая ширина затылочнаго отверстія	11,5	12	11	11,50	11	11	11	11
77	Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ	40,5	38	40.5	39,66	36	39	37	37
78	Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ	33	37,5	38,5	36,33	32	32	32	33
79	Наибольшая ширина скуловой дуги	10	10,5	10,5	10.33	8,5	8	7,5	8
80	„ „ „ слёзной кости	8,5	—	8,5	8,50	7	7,5	7	7

Arg.						R.								P.		
410	450	451	452	453	M[1])	405	406	443	444	445	446	447	M[2])	403	404	M.
♂	♀	♂	♂	♂	—	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	—
ad.	12	11	12	9	—	ad.	ad.	6	12	12	9	15	—	ad.	ad.	—
26	23	24	24	—	23,75	23	26	19	22	26	—	24	24,20	21	21,5	21,25
18	17	18	17	17	17,40	15,5	17	15,5	17	18,5	15	17	16,66	15	16	15,50
20	18,5	19	18,5	18,5	19,00	17	19	16,5	18,5	20	16,5	18	18,16	15,5	17	16,25
10	9,5	9,5	10	9	10,10	9	9	8	9,5	10	10	9,5	9,50	8,5	9	8,75
10	9	9	9	8,5	9,30	8,5	10	8	9,5	9	8,5	8,5	9,00	9	9	9,00
4	4,5	4,5	4	4	4,20	4	4,5	4	4	4,5	4	4	4,16	4	4	4,00
8	8,5	9	8,5	8,5	8.50	8	9	7	8,5	9	9	8,5	8.66	8	8	8,00
13,5	13	14	14	13	13,50	14	13,5	12	13,5	14	12,5	13	13,41	11,5	12	11,75
11	10,5	11,5	11,5	11	11,20	11	11.5	11	11,5	12	11,5	12	11.58	10,5	10,5	10,50
13	13	13,5	13	13	13.10	13	13	13	14	14	13	13	13,33	12	13,5	12.75
6	6	6,5	6	6	6,00	7	7	6,5	7	7,5	7	7	7,08	6	6	6,00
20	19	19	18	19	19,00	—	21	19	20	22	18	20	20,20	17	18	17,50
13	12	12	11	11,5	11,90	11	12	10,5	11,5	12	11	11	11,41	11	11	11,00
8	8	8	8	8	8,00	8,5	9	8	9	8,5	8,5	8,5	8,66	8	8	8.00
10	10	9,5	10	10,5	10,30	10	11,5	11	10,5	11	11	11	10,83	9	9,5	9,25
37	38	37,5	37	36	36,80	34	36.5	33,5	37	36	35	35	35,58	34	33,5	33.75
30,5	30	31,5	31	30,5	30,80	31	32	28.5	32,5	32,5	31	31	31,66	29	30,5	29,75
9,5	8	8—9	8	9	8,80	8,5	9,5	8	9	8	8	8,5	8,58	8	9	8,50
—	—	—	—	7	—	—	—	6	7,5	—	7	6	—	6	7	6,50

[1]) Промѣры № 451 не принимаются въ расчетъ.
[2]) Промѣры № 443 не принимаются въ расчетъ.

2. Первое по

		Arg. × B.				Ang. × Arg			
	№	418	419	421	M	427	428	429	430
	Полъ	♀	♀	♂	—	♂	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	14	13	12	—	14	12	7	11
1	Базилярная длина	80	76	72	76,00	77.5	72	71	75
2	Базальная длина	84	80	75	79,66	82	75,5	74,5	79
3	Наибольшая длина черепа	101,5	97	91	96,50	99	92	90	95,5
4	Верхняя длина мозгового черепа	64	63	60	62,33	63	59	58	59
5	„ „ лицевого черепа	51	50	45	48,66	47	44,5	43	48
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	45	43,5	39,5	42,66	42,5	39	38,5	41,5
7	Отъ basion до основанія spina palatina	42,5	40,5	39	40,66	41,5	38	38,5	39,5
8	Базикраніальная ось	25,5	25	25	25,16	26	25	23,5	24,5
9	Базифаціальная ось	60	58,5	53	57,16	56,5	51,5	51,5	56
10	Отъ inion до lambda	14	13	13	13,33	14.5	14	14	13,5
11	Длина затылочной платформы	11	10	10	10,33	11	11	11	10,5
12	„ межтеменной кости	3	3	3	3.00	3.5	3	3	3
13	„ sutura sagittalis	19,5	19	18	18,83	19	18	18,5	19
14	„ sutura frontalis	35,5	35,5	34	35,00	35	32	31	32
15	„ sutura nasalis	41.5	42	36	39,83	36	36	34.5	37,5
16	„ носового отверстія	12,5	12	11	11,83	11	11	10	11,5
17	„ нёба	40	39	35.5	36.16	38	35	34	37
18	„ foramen incisivum	29	28	26	27.66	27,5	25	24	26,5
19	„ твердаго нёба	8	8	7,5	7,83	8,5	8	7,5	7,5
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	3	3,5	4	3,50	2,5	3,5	3	3

ѣ н і е п о м ѣ с е й (F_1):

R. × Arg.					P. × Ang.						P. × R.									
423	424	425	426	M	432	433	434	435	436	M	414	415	416	417	437	438	439	440	441	M
♀	♀	♀	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	—
14	12	15	13	—	8	8	8	12	8	—	15	10	9	16	8	8	11	13	8	—
70	73,5	75,5	72.5	73.30	65,5	66	66,5	69,5	66	66,70	68,5	68	68	69,5	68	66,5	67.5	71	68	68,33
74	77,5	79	76,5	77,30	69	69,5	70	73	70	70,30	72,5	72	72	73,5	72	70	71,5	75	72	72.27
89,5	94	95,5	92,5	93,60	85	86	85,5	89	86	86,30	88.5	88,5	89	89	89	85,5	87	91,5	88	88,44
56,5	61,5	62	59	60,00	56	57	56	60,5	57	57,30	56	57	57,5	58	59	57,5	56	59	57	57.44
45	44	44	44	44,60	42	42	40,5	44	41,5	42.00	43	43	42	40	41	39	43,5	43	43	41,94
37,5	39	40	38,5	39.00	37	37	36,5	39	37	37.30	38	38	37	38	37,5	36	37	38.5	37,5	37,50
38,5	40,5	40,5	39	40,10	35	35,5	36	38	35	35,90	36,5	36,5	36,5	37	36,5	36	36,5	38,5	36,5	36,72
24	25	26	24,5	25,10	22	22,5	22	24	22	22,50	23	23	22,5	23	22,5	22,5	23,5	24	23	23.00
51,5	53,5	54	52	53,00	49,5	49,5	49	52	49,5	49.90	50	50	50	50.5	50	48,5	49	53	50,5	50,16
12.5	13,5	14	11,5	12,80	13	12,5	13	13	13	12,90	14,5	13,5	14,5	14	13	12	14,5	14	13,5	13,72
9	10,5	11	9	9,80	10	9	10	9,5	10	9,70	10,5	10	11	10	8,5	9,5	10,5	10,5	10	10.05
3,5	3	3	2,5	3.00	3	3.5	3	3,5	3	3,20	4	3,5	3,5	4	4,5	2.5	4	3,5	3.5	3,66
18	19,5	19	19	18,90	16	17	17,5	18	16,5	17,00	16	16,5	17	18	18	18,5	17	18,5	17.5	17,44
30	34	34,5	32	32,70	33	33	32	35,5	33	33,30	31	31,5	32,5	32,5	33,5	33	30	32,5	32,5	32,11
36	34	35,5	35.5	35,40	33	34	32	34	33	33,20	35	34,5	34	30,5	32	30,5	34	34	34	33,16
10,5	11	11	11	10,90	9,5	10	10	11	9,5	10,00	10,5	10,5	10,5	11	11	10	10,5	11	10	10,55
33,5	35	36	35	35,00	33,5	34	32,5	35	33,5	33.70	34	34	33	34	33,5	32,5	33	35	33,5	33.61
24.5	25	25	25	24,90	24	23,5	23	25	24	23,90	24,5	23,5	23	23,5	23,5	23	24	24,5	24	23,72
7	7,5	8,5	8	7,80	7	7,5	7	7	7,5	7,20	8	7,5	7,5	8	7,5	6,5	6,5	7	7	7,27
3	3,5	4	3,5	3,50	3	3,5	2,5	3	3	3,00	4	3	3	4	3,5	2,5	3	3,5	2,5	3,22

		Arg. × B.				Ang. × Arg.				
	№	418	419	421	M	427	428	429	430	4
	Полъ	♀	♀	♂	—	♂	♀	♂	♂	
	Возрастъ въ мѣс.	14	13	12	—	14	12	7	11	
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina	5	4,5	3,5	4,33	6	4,5	4,5	4,5	
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis sphenobasilaris	30	28	26,5	28,16	29	26	26,5	27	2
23	Длина хоанъ	13	13	12	12,66	13	12	12	12,5	1
24	„ клиновидныхъ костей	22	20	20	20,66	20	19	18	19,5	1
25	„ basioccipitale	13	12,5	13	12,83	13	12	12	12,5	1
26	Отъ inion до скулового пункта	40,5	39	38	39,16	39,5	37	37,5	38,5	3
27	„ скулового до альвеолярнаго пункта.	72	70,5	64,5	69,00	69	64	63	67	6
28	Боковая длина мозгового черепа	35	35	33,5	34,50	34,5	33	33	33,5	3
29	„ „ морды	46	46	41,5	44,50	45	42	41	44,5	4
30	Длина глазницы	30	29	28	29,00	28	27	26,5	27	2
31	„ зубного ряда	17	16	16	16,33	16	16	15,5	16	1
32	„ беззубаго пространства	30	30	26,5	28,83	29	26	25,5	28	2
33	Верхняя длина межчелюстной кости	57	56	50	54,33	52	49	48	52	4
34	Нижняя „ „ „	30	30	28	29,33	30	26	26	28	2
35	Косая длина носовой кости	49	50	43	47,33	45	42,5	41,5	45	4
36	Длина скуловой дуги	44	43	41	42,66	41	39,5	39,5	39	3
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	6,5	6	6,5—6	6,25	7—7,5	6—6,5	5—6	7	
38	Длина bulla tympani	12,5	12,5	11,5	12,16	11	11	11	11	1
39	„ надглазничной дуги	21	21	19	20,33	20	18	17	19	1
40	„ слёзной кости	16	15,5	15	15,50	15	—	13,5	—	1
41	Большая высота затылка	21,5	21,5	20,5	21,16	21	20	18	20,5	1

R. × Arg.					P. × Ang.						P. × R.									
423	424	425	426	M	432	433	434	435	436	M	414	415	416	417	437	438	439	440	441	M
♀	♀	♀	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	—
14	12	15	13	—	8	8	8	12	8	—	15	10	9	16	8	8	11	13	8	—
4	4	4,5	4,5	4,30	4	4	4,5	4	4,5	4,20	4	4,5	4,5	4	4	4	3,5	4	4,5	4,11
27	28	28	27	27,80	24	24	25	26,5	24	24,70	25,5	25	25	25,5	25	25	25,5	27	25,5	25,44
12	13	13	12	12,60	12	12	11	12	12	11,80	11	11	11	11	11,5	11,5	11	12	12	11,33
19,5	20,5	20,5	20	20,20	17,5	18	18	19	17,5	18,00	19	18,5	19,5	19	18,5	18,5	19	18,5	18,5	18,77
11,5	12	13	12,5	12,30	11	11	11	12	11	11,20	11	11,5	11	11,5	11	11	11	11,5	11	11,16
36	38	38,5	38	38,00	35	35	36,5	37	34,5	35,60	36	36,5	37,5	36,5	37	35,5	35,5	37	36	36,38
64	66	67	64	65,60	60	60	59	64	61	60,80	62	62	61	61,5	61,5	60	62	64	62	61,77
32	35	34	33	33,60	31	31	31	32	30,5	31,10	31,5	31,5	32,5	32	31,5	31	31,5	32,5	31,5	31,72
41	42	43	41	42,00	39,5	39,5	38	41,5	39,5	39,60	39,5	39	39,5	39	39,5	37,5	39	40,5	40	39,27
26,5	27	27,5	27	27,20	25,5	26	26,5	27,5	26,5	26,40	27	27,5	27	27,5	27	26,5	27	28	27	27,16
15,5	16	16	15,5	15,80	14	14,5	14,5	15	14	14,40	15,5	15	15,5	15,5	15,5	15	15	16	15	15,33
26	27,5	27,5	26,5	27,10	25,5	25	23,5	25,5	25	24,90	25	25,5	24	25	25	24	25,5	26	26	25,11
48	50	49	48	49,20	45,5	46	45	50,5	44,5	46,30	46,5	46	47	45,5	45	43	46	48	48	46 11
—	27	26,5	26	26,62	26	24	25	28	24	25,40	25	26	26	25	25	24	25	26	25	25,22
43	42	44,5	43	43,10	39	41	40	41,5	40	40,30	42	41	42	38,5	40	38,5	41	40,5	42,5	40,66
39	40	40	40	40,20	36	36	36—35	38	36,5	36,40	38	39	38—39	38,5	38,5	38	38	39,5	39	38,55
6,5	7	6	6	6,35	7	6	7	8—6	6	6,60	6—5	5	7,5—6,5	6	6	5,5	5,5	6	5,5	5,77
10,5	11	11	11	10,90	11	11	11	11	11	11,00	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11,00
20	19	20	18	19,25	17	17	17	19	17,5	17,50	20	19	19	21	19,5	18	19	20	18,5	19,33
—	—	15	—	—	14	—	—	15	12	—	13,5	13,5	14	14	—	13	—	—	13	13,50
20	20	21	21	20,70	19	19	18	19	18	18,60	19	20	19	18,5	20	19	19	20	20	19,38

		Arg. × B.				Ang. × Arg.			
	№	418	419	421	M	427	428	429	430
	Полъ	♀	♀	♂	—	♂	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	14	13	12	—	14	12	7	11
42	Малая высота затылка	11,5	11	10,5	11,00	10	9	8	9,5
43	Высота затылочнаго отверстія	10	10,5	10	10,16	11	11	10	11
44	Отъ середины synchondrosis sphenobasilaris до lambda	27,5	26,5	26	26,66	28	27	25	27
45	„ передняго края прэсфеноида до sutura frontalis	18	17,5	17	17,50	17,5	17	16.5	17
46	„ основанія spina palatina до nasion	23	23	21	22,33	23	23	21	23
47	„ передняго края for. incisivum до передняго конца sut. nasalis	18	18	17	17.66	17	16	15	17
48	„ basion до nasion	57	55,5	52,5	55,00	56	52,5	50,5	52
49	Высота глазницы	22	21,5	21,5	21,66	22	20,5	19,5	21
50	Наибольшая ширина черепа	44	43	42	43,00	44	41,5	41	43
51	„ „ мозгового черепа	30,5	29	30	28,83	30	29,5	28,5	29,5
52	„ „ затылка	31	31,5	30	30,83	30	29	28	30
53	Ширина морды между углами глазницы.	33,5	34,5	32	33,33	34	32	31	33
54	„ „ „ краями альвеолъ	26,5	26	25	25,83	25	24	24,5	25
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	12	11,5	9.5	11,00	11,5	11.5	11,5	11.5
56	Наибольшая ширина межтеменной кости.	9	9,5	8,5	9,00	10	9,5	9	9
57	„ „ теменныхъ костей	25,5	24,5	25	25,00	26,5	26	25	26,5
58	Наименьшая ширина лобной кости	11,5	11,5	11.5	11,50	12	11,5	12	12
59	Ширина лобной кости между краями надглазничныхъ дугъ	23	22	21,5	22,16	24,5	23	21	24
60	Ширина надглазничной дуги	4,5	5	4,5	4,66	5	4,5	4,5	5
61	Ширина между задними концами надглазничныхъ дугъ	26	25,5	25	25,50	26	24,5	23,5	25

R. × Arg.					P. × Ang.						P. × R.								
423	424	425	426	M	432	433	434	435	436	M	414	415	416	417	437	438	439	440	441	M
♀	♀	♀	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	—
14	12	15	13	—	8	8	8	12	8	—	15	10	9	16	8	8	11	13	8	—
9,5	9	10	10,5	9,90	8,5	8,5	8	9	8	8,40	8,5	9,5	8,5	8	9	7	9	9	9	8.61
10.5	11	11	10.5	10.80	10,5	10,5	10	10	10	10,20	10.5	10,5	10,5	10,5	11	12	10	11	11	10,77
26	27	28	27.5	27,10	24	24	24,5	26	24,5	24,60	26	27	26,5	26	27	26	26	26,5	27	26,44
17	17,5	17,5	16,5	17,00	16	16	16,5	17	16	16,30	16,5	17	17	16	16,5	16	16,5	17	17	16,61
21	22	23	21,5	21.70	20	20	20	21.5	20	20,30	20	21,5	21,5	20,5	20,5	20,5	21	21,5	21	20,88
5	15	16	15.5	15,50	15,5	15,5	15,5	17	15	15,70	15,5	15,5	15,5	16	15,5	15	15,5	15	15	15,38
0,5	54	55	52	53,10	48,5	50	49	53,5	49	50,00	48	49,5	49,5	50	50,5	50	49,5	51	49,5	49,66
2	21	21	21,5	21,40	20	20	20	20,5	19,5	20,00	20	20	20	20	20	20	20	20,5	20	20,05
2	42	42.5	43	42,70	39,5	39	41	42,5	39	40.20	41	41,5	42,5	42	40	40	40	41	40,5	40,94
8.5	29	29	29	28,90	28,5	28	29	29.5	28	28,60	29	28,5	29,5	28	27	28	27	28	28	28,11
8,5	30	30	30	29.70	27	28	28	29	27	27,80	29,5	29	28,5	28	29	28	28	29	29	28,66
3	32	33	33,5	33,20	29	29,5	29,5	31	29	29,60	31	32	31,5	31,5	31	30	30,5	31,5	32,5	31,27
4,5	25	25	25,5	25.20	22,5	23	23,5	24	22	23,00	24,5	24,5	23,5	25	24,5	23,5	24	24,5	24,5	24,27
1.5	12,5	12	11,5	11,80	10	10,5	10	11	10	10,30	10,5	10	10	10	10	9,5	10	11	10	10,11
9	9,5	10	9,5	9,50	8	8	8	8	8	8,00	9	9	8	10	9	8,5	8.5	9,5	9,5	9,00
6	26,5	26	25	25,70	26	25	26	27	25.5	25,90	26	25.5	27,5	26,5	24,5	26	25,5	26	26	25,94
0,5	11,5	11	10	10,50	13	13	13	12	13	12,80	12	11	12,5	11	11	11	11	11	12	11,38
1	22	22.5	21	21,70	19	21	19.5	22	19.5	20,20	20,5	20	20	20.5	18	18	18.5	20	20	19,50
4	4	5	4,5	4,50	3	3	3	4	3	3,20	3,5	3,5	3,5	4	3,5	3,5	3,5	4	3,5	3,61
5	26	26	24,5	25,37	23	24	25	24	23	23,80	25	25	25,5	25	24	24	22	24	25.5	24,44

		Arg. × B.				Ang. × Arg.			
	№	418	419	421	M	427	428	429	430
	Полъ	♀	♀	♂	—	♂	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	14	13	12	—	14	12	7	11
62	Ширина между передними концами надглазничныхъ дугъ	—	24,5	22,5	23,50	27	25	21	26
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	18	18,5	17	17,83	20	18	17	19
64	Ширина между концами rami frontales межчелюстныхъ костей	20	20	18,5	19,50	21	20	18	21
65	Ширина носового отверстія	12	11	10	11,00	10	11	8,5	10
66	Ширина между наружными углами альвеолъ большихъ рѣзцовъ	10	10	9	9,66	10	9	9	9
67	Ширина между наружными углами альвеолъ малыхъ рѣзцовъ	4,5	4,5	4	4,33	4,5	4	4	4,5
68	Ширина foramen incisivum у твердаго нёба	10	10	9	9,66	9	9	9	10
69	Ширина твердаго нёба	15	14,5	13	14,16	15	14	14	14,5
70	Передняя ширина зубного ряда	13	12,5	11	12,16	13,5	12	12	13
71	Задняя ширина зубного ряда	15	14	13	14,00	13,5	13,5	14	14
72	Наибольшая ширина хоанъ	6	6	6	6,00	6	6	6	6.5
73	Наибольшая ширина между laminae laterales proc. pterygoidei	19	20	18,5	19,16	21	19	19.5	19
74	Наибольшая ширина basioccipitale	13	13	12	12,66	13	12	11.5	12
75	„ „ bulla tympani	9	9	9	9,00	8,5	8,5	8.5	8,5
76	Наибольшая ширина затылочнаго отверстія	11,5	11,5	11	11,33	10,5	10,5	10	11
77	Ширина между задними концами скуловыхъ дугъ	38	36	37	37,00	39	36	35,5	38,5
78	Ширина между передними концами скуловыхъ дугъ	34	33,5	31,5	33,00	33,5	32	31,5	33
79	Наибольшая ширина скуловой дуги	9	9,5	8,5	9,00	9,5	8,5	9	8,5
80	„ „ слёзной кости	8	8	7,5	7,83	7,5	—	6,5	—

R. × Arg.					P. × Ang.						P. × R.									
423	424	425	426	M	432	433	434	435	436	M	414	415	416	417	437	438	439	440	441	M
♀	♀	♀	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	—	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♀	—
14	12	15	13	—	8	8	8	12	8	—	15	10	9	16	8	8	11	13	8	—
25	—	24	23	24,00	22	22	21	24	21	22,00	24	24	23	23	22	22	23	24	22	23,00
6,5	16.5	17	16	16,70	15,5	16	15	17,5	15,5	15,90	16,5	16,5	16,5	16,5	15	15	16	17	15,5	16,05
8	18	19	18	18,40	16	17	16	18,5	16	16,70	17,5	17,5	17,5	17,5	16	16	17	18	16,5	17,05
9,5	10	10	10	10,00	8,5	9	9	10	8,5	9,00	8	8	9	10	9	9	9	10	9	9,00
9	9	9	9	9,10	8	8	8	9	8,5	8,30	9	8	9	9	8,5	8,5	9	9	8,5	8,72
4	4,5	4	4,5	4,30	4	4	4	4,5	4	4,10	4	4	4,5	4,5	4,5	4,5	4	4	4	4,22
9	9	8	8,5	8,50	9	8,5	9	9	8	8,70	9	9	8,5	9	9,5	9	9,5	8,5	9,5	9,05
4	14.5	14,5	15	14,60	13	13,5	13,5	13,5	12,5	13,20	14	13,5	13	14	14	13,5	14	13,5	14	13,72
2	12	12	12	12,10	12	12	12	12	12	12,00	11,5	11,5	11	12	12	11	12	11,5	12	11,61
4	14	14	14	14,00	13	13	13	13	12,5	12,90	14	14	13,5	14	14	13,5	14	13,5	14	13,83
7	6	6,5	6,5	6,50	6,5	6	5,5	6,5	6	6,10	6	6	5,5	6	6	7	7	7	6,5	6,33
9.5	19	18,5	19,5	19,50	18	17	17	18	17	17,40	19	20,5	19	19,5	20	19	20	19,5	19	19,50
2	12.5	12,5	12	12.40	11	11	11,5	11,5	10,5	11,10	11	11,5	12	11	12	11	11	11,5	11,5	11,38
8	8.5	9	8,5	8,40	8,5	8,5	8,5	8,5	8,5	8,50	8	8	8	8	8	8	8	8	8,5	8,05
0	11	11	11	10,80	10	10	10	10	10	10,00	11	11	11	11	11	10,5	10	10	11	10,72
6	36.5	36	37	36,90	36	35	37	37	34	35,80	34	34	39	35	35	35	34	35	34	35,00
1	32,5	32,5	32	32,20	29	30	31	32	30	30,40	32	33	33	33	32	32	31	33	33,5	32,50
8,5	9,5	9	9	9,10	8	7,5	7,5	8,5	8	7,90	8,5	9	9	8,5	9	9	8,5	8,5	8,5	8,72
—	—	7,5	—	—	7	—	—	7	6	—	6,5	7	6,5	7	—	6	—	—	6	6,50

3. Второе поко

		(Arg. × B.)$_2$						
	№	473	474	475	476	477	478	479
	Полъ	♀	♂	♂	♀	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	12	12	12	12	12	7	12
1	Базилярная длина	78	75,5	77,5	75	66	75	78
4	Верхняя длина мозгового черепа	63,5	61,5	63,5	66	59	60,5	62
5	„ „ лицевого черепа	49	48,5	48,5	48	43	46,5	47
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	44,5	42	44	42,5	37,5	42	42
7	Отъ basion до основанія spina palatina	41,5	40,5	41	41	36,5	40	40
8	Базикраніальная ось	25,5	26	26	26,5	24	24,5	24
9	Базифаціальная ось	58,5	56,5	56,5	56	49	56	56
11	Длина затылочной платформы	11	10	11	13	11	11	9
12	„ межтеменной кости	2,5	4	3	2,5	2,5	2,5	2
14	„ sutura frontalis	37	34,5	35	36,5	33	34	35
15	„ sutura nasalis	40	39,5	39	40	36	37	38
18	„ foramen incisivum	29	27	28,5	27	24	26,5	26
19	„ твердаго нёба	8	7	8	7,5	6,5	8	8
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	4	3	4,5	3,5	2,5	3	3
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina	4	4	3,5	4	4	5	5
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis sphenobasilaris	28	28	27,5	28	24,5	27,5	27
28	Боковая длина мозгового черепа	34,5	35	34	36	32	34	33
29	„ „ „ морды	45,5	43,5	45	44,5	40	43,5	45
35	Косая длина носовой кости	47	47	47	46,5	44,5	44	46

е помѣсей (F_2 и $F_1 \times P$).

(Ang. × Arg.)$_2$					Ang. × (Ang. × Arg.)						P. × (P. × Ang.)				
468	469	470	471	M	480	482	483	484	485	M	454	455	456	457	M
♂	♀	♀	♂	—	♀	♀	♀	♀	♀	—	♀	♀	♂	♂	—
12	12	12	7	—	12	12	12	12	12	—	12	12	12	12	—
70	71,5	68,5	66	69,60	69	73	72	73,5	70,5	71,60	65	64	67	64	65,00
57,5	56	56	52	56,10	55	59	60	59	57	58,00	56	55	58	54	55,75
46	44	44,5	43	44,80	46	47	45	49	47	46,80	39,5	39,5	41	41	40,25
39	38,5	38	37	38,50	38,5	41	40,5	41,5	40	40,30	36,5	35,5	37	35,5	36,12
37,5	38	37	35	37,20	36,5	38	38	38,5	36	37,40	35	34,5	36,5	34,5	35,12
23,5	23,5	24	22,5	23,50	22,5	25	24	24	23,5	23,80	22	21,5	22,5	21,5	21,87
52	52	50	48	51,10	51	53,5	54,5	55	53	53,40	48,5	48	50	48	48,62
10	11	9,5	9	9,80	10	11	10	11	9	10,20	8,5	9,5	9	8	8,75
4	3,5	3	2,5	3,30	2,5	3	3,5	3	4	3,20	3	3,5	3	4	3,37
31	29,5	31,5	28	30,60	30	32	34	32	32,5	32,10	33	32,5	34,5	31	32,75
37	35	36	34	35,80	37	38	35	40	39	37,80	31,5	32	33,5	32	32,25
25	25	25	23	24,70	24	26,5	25	26	26	25,50	23,5	23	24	22	23,12
7	7,5	6,5	7	7,10	7,5	7,5	8,5	8,5	8	8,00	7	7	7,5	7,5	7,25
2,5	3,5	2,5	3	3,10	3	2,5	3	3,5	2,5	2,90	2,5	3	3,5	3,5	3,12
4,5	4	4	4	4,00	4,5	5	5,5	5	5,5	5,10	4,5	4	4	4	4,12
26	26,5	24,5	23,5	25,40	24,5	25,5	26	26,5	24	25,30	24,5	24	25,5	24	24,50
32	32	31,5	30	31,60	30	33	32	33	31	31,80	29,5	29,5	30,5	29,5	29,75
41,5	41,5	41	40	41,40	41	43,5	43,5	44,5	43	43,10	39	38	39,5	37,5	38,50
43	41	43	40	42,40	43,5	45	44,5	46	45	44,80	39	39	41	38	39,25

		(Arg. × B.)$_2$						
	№	473	474	475	476	477	478	479
	Полъ	♀	♂	♂	♀	♀	♂	♂
	Возрастъ въ мѣс.	12	12	12	12	12	7	12
36	Длина скуловой дуги	42,5	41	42,5	41,5–40,5	36,5	41-42	43
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	6-6,5	6,5–7	7–6	7,5-6	6–5,5	5,5–6	6–
39	Длина надглазничной дуги	20,5	19,5	20	20,5	18	18	21
41	Большая высота затылка	21	22	20,5	21	18	20	20
42	Малая высота затылка	10,5	11,5	8,5	11	8	9,5	9
43	Высота затылочнаго отверстія	10,5	10,5	12	10	10	10,5	11
44	Отъ середины synchondrosis sphenobasilaris до lambda	27,5	28	27	27,5	24	26.5	26
46	Отъ основанія spina palatina до nasion	23	22,5	23,5	23,5	21	21	22
47	Отъ передняго края for. incisivum до передняго конца sut. nasalis	18	17	18	18	16	16	18
51	Наибольшая ширина мозгового черепа	30,5	30,5	29	30	28	29	28
52	„ „ затылка	31	31	31,5	31	29	31	31
53	Ширина морды между углами глазницы	32,5	32	33	33	30	32	32
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	11,5	10,5	10	10,5	8,5	11	10
56	„ „ межтеменной кости	8,5	8	8	8	7	9	8
60	Ширина надглазничной дуги	5	4,5	4,5	5	4	4,5	5
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	19	17,5	17,5	20	18	17,5	17
69	Ширина твердаго нёба	16	16	15	15	12,5	14	14
70	Передняя ширина зубного ряда	13	12	11	12	10	11,5	12
71	Задняя ширина зубного ряда	14	15	14	13,5	12,5	13,5	13
72	Наибольшая ширина хоанъ	6,5	6,5	5,5	6	5,5	6	6
76	„ „ затылочнаго отверстія	11,5	11,5	11,5	11,5	11	12	12

(Ang. × Arg.)$_2$					Ang. × (Ang. × Arg.)						P. × (P. × Ang.)				
468	469	470	471	M	480	482	483	484	485	M	454	455	456	457	M
♂	♀	♀	♂	—	♀	♀	♀	♀	♀	—	♀	♀	♂	♂	—
12	12	12	7	—	12	12	12	12	12	—	12	12	12	12	—
39	38	38,5	36,5	38,20	36	37,5	39	40	39,5	38.40	35,5	34	36	35,5	35,25
7	6	5,5	6	6,40	6	7	7	6	6	6,40	6	6,5	7.5	7	6,75
19	19	19	16	18,30	18,5	19,5	19.5	20	19	19,30	19	18.5	19	18,5	18,75
19	18,5	20	19,5	19,80	18	19	20	19	19	19,00	18	17,5	17,5	17,5	17,62
7	8	8	9	8,40	8	8	10	8	8	8,40	8	7,5	9,5	9,5	8,62
12	10,5	12	10,5	11,40	10	11	10	11	11	10,60	10	10	8	8	9,00
26	26	28	26	26,90	24	26	27	27,5	27	26,30	24	24	24	24	24,00
22	21	22	21,5	21,90	21,5	22,5	22	22,5	23	22,30	19,5	19,5	20	20	19,75
16	15,5	16	15	15,70	15	15,5	16	16	16	15,70	16,5	15	15.5	16	15,75
29	27,5	27	26,5	27,90	26	27	29	28	29	27,80	28	27,5	28	28	27,87
28,5	28	28,5	27	28,40	28	28	30	30	29	29,00	27	27	27	26	26,75
31	30	—	31,5	31,37	30	31	32	33	30	31,20	29	28,5	30	29	29,12
12	11	11	10	11,30	11	11	10	11,5	11,5	11,00	9	10	9	10	9,50
9	9	10	7,5	8,90	8	8,5	9	9	8	8,50	7.5	7,5	7	8	7,50
5	5	5	4	4,80	4	5	5	5	4,5	4,70	4	3,5	4,5	3,5	3.87
19	18,5	19	17,5	18.80	18	19	18.5	19	18,5	18,60	14.5	15.5	16	15,5	15,37
14	13,5	13	12,5	13,60	13	14	14	14,5	13,5	13,80	12,5	12	13	12,5	12,50
11.5	11	11	11	11,50	11,5	12	12	12	11,5	11.80	11	11	12	11	11,25
13	13	13	12,5	13,00	12,5	13	14	14	13,5	13,40	12	11,5	12,5	12	12,00
6	6,5	7	6	6,30	6,5	6,5	6	6,5	6,5	6,40	5,5	6	6	5,5	5,75
10,5	10	10,5	10	10,30	10,5	10,5	11	11	10,5	10,70	9	9,5	9	9,5	9,25

4. Второе поко

	№	458	459	460	462	463	464	465	466
	Полъ	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	Возрастъ въ мѣс.	12	12	12	8	12	12	8	12
1	Базилярная длина	68	70	68,5	68,5	67	70,5	63,5	68,5
4	Берхняя длина мозгового черепа	56	59	58	58	57	58	52	59,5
5	„ „ лицевого черепа	40	43	41.5	41	40	45	38,5	41,5
6	Отъ альвеолярнаго пункта до основанія spina palatina	36.5	38,5	37	37	36,5	39	34	37,5
7	Отъ basion до основанія spina palatina	36,5	37	37,5	36,5	35,5	37	34	37
8	Базикраніальная ось	24	24,5	24,5	23	23	24	22,5	24
9	Базифаціальная ось	48	51	49	50	48	51	45	50
11	Длина затылочной платформы	9	10	10,5	11	10,5	11,5	11	10
12	„ межтеменной кости	2,5	3	3,5	3	3,5	3	2	4
14	„ sutura frontalis	31	33	32	33	32	32,5	28	35
15	„ sutura nasalis	32	33,5	33	32	32	36,5	31	32
18	„ foramen incisivum	23,5	25	23,5	23,5	23	24,5	22	23,5
19	„ твердаго нёба	7,5	8	8	7	7,5	8	7	8
20	Отъ основанія spina nasalis до sutura maxillo-palatina	3,5	3,5	4	3	4	4	3,5	3.5
21	Отъ sutura maxillo-palatina до основанія spina palatina	4	4,5	4	4	3,5	4	3,5	4,5
22	Отъ основанія spina palatina до synchondrosis sphenobasilaris	25	25,5	25	25,5	24	25	23	25,5
28	Боковая длина мозгового черепа	31	32	32,5	32	33	33	30	32,5
29	„ „ морды	39	41	40	40	39	42	37	41
35	Косая длина носовой кости	39,5	41,5	39	40	38.5	42	38	41
36	Длина скуловой дуги	37	38,5	36—37	37	37	38	36—35	38,5

е помѣсей (F_2).

											(P × R.)$_2$						
90	491	492	493	494	495	496	497	498	499	M [1])	305	306	307	308	309	310	M
♂	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♀	♀	♀	—	♀	♂	♂	♀	♀	♂	—
2	9	12	12	12	12	12	12	12	12	—	11	11	11	11	13	12	—
7	64,5	71	68	62	67	68,5	66	70,5	69	68,02	70	65	70	68	68	68	68,16
5	53	56	58,5	54	56,5	58	54,5	61	59	56,85	57,5	55	57	57	55	55	56,08
2	41	44	43,5	41	41	43,5	42,5	43	42,5	41,92	42	39	41	42	43,5	44	41,91
5	37	38	38	37	37,5	37,5	35,5	38	38	37,12	38	37	38	37,5	37,5	38	37,66
5	32,5	38	37	31	35	38	36	38	37	36,35	37,5	34	37,5	36	36	36	36,16
3	22,5	24	24	16,5	23,5	25	23,5	25,5	25	23,82	23	21,5	23,5	22,5	22	22,5	22,50
3,5	45,5	51	50	51	48,5	50	47,5	51	50	49,05	52	49	50	51	51	51	50,66
3,5	10	9,5	10,5	9	11	10	9	11	10,5	10,02	9	9	10	9	10	8	9,16
3,5	2,5	3	3,5	4	3	3	2,5	4	3,5	3,20	4	3	3,5	4	4,5	5	4,00
9	28,5	31	33	31,5	32	31,5	29,5	32,5	33	31,40	32	31,5	32	32	30	31	31,41
5	31,5	34	35,5	33,5	34	35	35	36	34	33,62	34	29,5	31	32	34	34	32,41
3	22	25	24	23	23	24	23	24,5	24,5	23,52	25	23	25	24	23,5	23	23,91
3	8.5	7,5	7,5	7	8	7,5	7	7,5	7	7,70	7	7	6,5	7	7,5	8	7,16
1,5	3,5	3,5	3	3	4	4	3	3	4	3,65	3,5	3,5	2,5	3,5	4	3	3,33
5,5	5	4	4,5	4	4	3,5	4	4,5	3	4,05	3,5	3,5	4	3,5	3,5	5	3,83
3	20,5	26	25	21,5	23,5	26	25	26	26	24,75	26,5	23,5	26	25	25,5	24	25,08
	31	31,5	31,5	30,5	32	31,5	31	34	33	31,77	30,5	30	31	31	32	31	30,91
9	38,5	41	41	38,5	39,5	41	39	41	40,5	39,95	40	37,5	40	40	39	40	39,41
2	38	40	43	41,5	41	41	42	43	42,5	40,62	42,5	36,5	37	39,5	39	40	39,08
5,5	37	39,5	39	37	38	37	37	39	38	37,57	39	37	38,5	38	38	38	38,08

[1]) Промѣры № 494 не принимаются въ расчетъ.

	№	458	459	460	462	463	464	465	466	4
	Полъ	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
	Возрастъ въ мѣс.	12	12	12	8	12	12	8	12	
37	Отъ задняго конца скуловой дуги до слухового отверстія	5	6—5,5	6—5	6—5,5	6,5	6—5	5—5,5	5,5	
39	Длина надглазничной дуги	17	19	20	17,5	19,5	19,5	18	19	1
41	Большая высота затылка	20	20	19	19	19,5	19,5	18	20	2
42	Малая высота затылка	8,5	8	8	7	7,5	7	7	8,5	
43	Высота затылочнаго отверстія	11,5	12	11	12	12	12,5	11	11,5	1
44	Отъ середины synchondrosis spenobasilaris до lambda	26	26	26	25	26	26	25	26	2
46	Отъ основанія spina palatina до nasion	20	20,5	21	21	20	22	18,5	21.5	2
47	Отъ передняго края for. incisivum до передняго конца sut. nasalis	15	14,5	15	14	14,5	15	14	15	1
51	Наибольшая ширина мозгового черепа	27	27,5	28	29	31	27,5	28	29	2
52	„ „ затылка	27	27,5	29	28	29	29	27	28.5	2
53	Ширина морды между углами глазницы.	29	30	30	30	30,5	29,5	29	30,5	3
55	Наибольшая ширина затылочной платформы	10	11,5	11	12	12	11	10	11.5	1
56	Наибольшая ширина межтеменной кости.	9,5	10	10,5	9	10	10,5	9	10	
60	Ширина надглазничной дуги	4,5	5	4,5	4	4,5	5	4	5	
63	Наибольшая ширина носовыхъ костей	16,5	17	16	16	16,5	17	14.5	17,5	1
69	Ширина твердаго нёба	13	12,5	12.5	13	13,5	13	12	14	1
70	Передняя ширина зубного ряда	10,5	11	11	11	11,5	11	10.5	12	1
71	Задняя ширина зубного ряда	13,5	13	12	13	13	12	12,5	13,5	1
72	Наибольшая ширина хоанъ	6.5	6,5	6	6,5	6,5	6	6,5	6,5	
76	Наибольшая ширина затылочнаго отверстія	10	10,5	10,5	11	10,5	10,5	10,5	11	1

												$(P. \times R.)_2$						
190	491	492	493	494	495	496	497	498	499	M [1])	305	306	307	308	309	310	M
♂	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♀	♀	♀	—	♀	♂	♂	♀	♀	♂	—
12	9	12	12	12	12	12	12	12	12	—	11	11	11	11	13	12	—
5	4,5	5,5	5	7—6	5,5	6,5	5,5—5	6	6,5—6	5,47	5,5	5,5	6	5,5	6	6	5,75
8,5	18	20,5	20	19	20	19,5	19	20	20	18,95	19,5	19	20	19	19,5	21	19,66
9,5	20	20	20	20	19,5	20	20	21	20	19,72	20	19	19	19	19	20	19,33
8	8,5	9	9	9	9	9	9	9	9	8,32	9	8	9	8,5	7,5	9	8,50
1,5	11,5	11	11	11	10,5	11	11	12	11	11,40	11	11	10	10,5	11,5	11	10,83
5	27,5	27,5	25	26	25	25,5	25	27	26	25,82	26	25	26	25,5	25	26,5	25,66
1	20	21	21	20	21	21,5	20,5	21	21	20,77	21,5	20	20	20,5	20,5	20,5	20,50
5	15	15,5	15	15	15	15,5	15	15	15	14,85	15	15	15,5	15	15	15	15,08
6,5	28	28,5	27	30	27	26,5	26	29	27	27,82	27	28	29	26,5	28,5	29	28,00
8	29	29,5	28	28	28,5	28	28	28,5	28	28,30	29	27	28	28,5	28	29	28,25
9,5	30	31	30,5	31	31	30,5	30,5	32	31	30,20	29	28,5	31	29	30	30	29,58
1	12	10,5	10,5	11,5	10,5	11	9	11	11	10,85	9	10,5	10	10	11,5	10,5	10,25
0,5	10	10	10	10	9,5	9,5	9	10	10	9,82	9	9	9	9	9	9	9,00
4,5	4,5	5	4,5	5	5	4,5	4,5	5	5	4,60	3,5	4	4	3,5	3,5	4	3,75
6	17	17,5	16	15,5	16,5	16,5	16	16	16,5	16,40	15,5	15	16	16	16	17	15,91
2	13	13,5	13	14	13	13	13	13,5	13	12,95	13,5	13	13,5	13	13,5	14	13,41
0,5	11	11,5	11	12	11	11	11	12	11	11,07	11	10,5	11,5	11,5	11	12	11,25
2	14	13,5	13,5	13,5	13	12,5	12,5	13	13	12,90	13,5	13	14	13	14	14	13,58
6,5	6	7	7	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,45	7	7	6,5	7	6,5	6	6,66
0,5	11	11	10	10,5	10,5	10,5	10	10,5	10	10,52	11	10,5	11	11	11	11	10,91

[1]) Промѣры № 494 не принимаются въ расчетъ.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Castle, W. E. (with Walther, Mullenix and Cobb). Studies of inheritance in rabbits. — Carn. Inst. Washington Publications. № 114. 1909.

2 Davenport, Ch B. Inheritance of characteristics in domestic fowl.—Carn. Inst. Warshington Publications. № 121. 1909.

3. Mac Dowell, E. C. Size inheritance in rabbits.—Carn. Inst. Washington Publications. № 196. 1914.

4. Nathusius, H. v. Vorstudien für Geschichte und Zucht der Hausthiere zunächst am Schweineschädel.—Berlin. 1864.

5. Pearl, R. Inheritance in „blood lines" in breeding animals for performance with special reference to the „200-egg hen".— Ann. Rep. Amer. Breed. Assoc. 6. 1911.

6. Pira, A. Studien zur Geschichte der Schweinerassen, insbesondere derjenigen Schwedens.—Zool. Jahrb. Suppl. 10. 1909.

7. Punnett and Bailey. On inheritance of weight in poultry.— Journ. Genetics. 4. 1914.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Табл. XXX и XXXI.

Черепа (въ натуральную величину).

Рис. 1—фландра самца—№ 411.
„ 2—помѣси (F_1) между серебристой самкой и фландромъ самцомъ № 419.
„ 3—серебристой самки—№ 409.
„ 4—помѣси (F_2) между серебристой самкой и фландромъ—№ 476.
„ 5—то же—№ 479.
„ 6—то же—№ 477.
„ 7—польской самки—№ 403.
„ 8—помѣси (F_1) между польской самкой и ангорскимъ самцомъ № 435.
„ 9—ангорскаго самца—№ 408.
„ 10—помѣси ($F_1 \times P$) между польской и ангорской породой ($^3/_4$ P)—№ 455.
„ 11—то же. № 457.
„ 12—ангорской самки—№ 407.
„ 13—серебристаго самца—№ 410.
„ 14—русской самки—№ 405.
„ 15—помѣси (F_1) между ангорской самкой и серебристымъ самцомъ—№ 430.
„ 16—помѣси (F_1) между русской самкой и серебристымъ самцомъ—№ 426.
„ 17—помѣси (F_2) между ангорской и серебристой породой—№ 467.
„ 18—помѣси ($F_1 \times P$) между ангорской и серебристой породой ($^3/_4$ Ang)—№ 480.
„ 19—то же—№ 482.
„ 20—помѣси (F_2) между русской и серебристой породой—№ 498.
„ 21—то же—№ 499.
„ 22—то же—№ 497.

AVANT-PROPOS

de la Rédaction.

Les savants russes reconnaissent depuis longtemps l'urgence qu'il y aurait à publier pour les diverses branches de la science des revues scientifiques spéciales, du genre de celles qui, depuis des dizaines d'années, existent à l'étranger.

Cette nécessité était particulièrement sensible aux représentants des sciences biologiques, dans le domaine desquelles les publications de travaux comportent souvent des illustrations nombreuses et parfois coûteuses. L'absence en Russie de revues appropriées réduisait les savants non seulement à publier leurs travaux en langues étrangères, mais encore à les porter aux revues étrangères (allemandes surtout), parfaitement organisées sous tous les rapports.

Représentant d'une des sciences biologiques, je songeais depuis longtemps à fonder une revue russe pour certaines branches de la biologie, savoir l'anatomie, l'histologie et l'embryologie, qui comptent en Russie de nombreux et excellents spécialistes.

Mais dans l'exécution, la grosse difficulté était naturellement la question matérielle. Il est encore bien difficile en Russie, presque impossible même, de trouver un éditeur pour une revue purement scientifique, et, qui plus est, spéciale, ne s'adressant qu'à un groupe restreint de lecteurs, et pouvant suffire tout au plus à couvrir ses frais. Il ne me restait donc qu'un moyen, faire appel à des générosités privées disposées à s'intéresser à mon œuvre, et j'avais déjà entrepris dans ce sens des démarches qui auraient sans doute fini par être couronnées

de succès, quand il est intervenu d'ailleurs une autre solution bien plus heureuse. Son Excellence M. le Comte Ignatiev, Ministre de l'Instruction Publique, a bien voulu faire l'accueil le plus empressé à ma demande d'un subside sur les sommes du Ministère pour la publication des Archives Russes d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie, et bientôt j'étais en mesure de fonder cette Revue, à laquelle les savants russes témoignent le plus vif intérêt. C'est là une bonne preuve de son opportunité et de sa nécessité: c'est en même temps un gage de succès et de prospérité pour l'avenir.

La réalisation d'une œuvre aussi importante que cette publication d'une revue scientifique spéciale étant entièrement due à la bienveillance éclairée de M. le Comte Ignatiev, je me permets de lui adresser ici, au nom de la science russe, l'expression de notre sincère et vive gratitude.

Le Rédacteur,

Professeur *A. Dogiel.*

Etudes sur l'évolution des Vertébrés inférieurs.

I. Morphologie du squelette et de la musculature de la tête des Cyclostomes

par *A. N. Séwertzov*,
Professeur de l'Université de Moscou.

Pl. I—IV et 10 fig. dans le texte.

1. Aperçu des hypothèses sur l'origine des Cyclostomes.

La signification des parties du squelette axial et viscéral de la tête des Cyclostomes est jusqu'à ces derniers temps assez obscure et les opinions des auteurs sur les rapports entre les Marsypobranches et les Gnathostomes sont en plusieurs points incertaines. Avant de passer à l'exposition de mes propres recherches sur le développement du squelette des Cyclostomes et aux résultats qui en découlent, je me propose pour le moment d'examiner rapidement les vues des auteurs qui se sont occupés de la partie craniale du squelette des Cyclostomes. Je me bornerai à l'étude des Pétromyzontes, n'ayant pas eu l'occasion d'observer plus étroitement les Myxinoïdes. Les recherches de Huxley ont eu une influence décisive sur la conception de la signification du squelette cranial des Cyclostomes, dont l'anatomie fut connue grâce aux travaux classiques de J. Müller. Huxley homologise la tige linguale de J. Müller qu'il désigne comme „lingual cartilage" à la copula de l'arc hyoïdien (basihyale); le „cornual cartilage" (fig. 17, P. hpt. M.) et le „styliform process" (fig. 17, MB_1) correspondent à la partie latérale de l'arc hyoïdien. Le cartilage médian ventral („median ventral cartilage") que J. Müller tient pour l'os lingual, Huxley l'homologise à la copula de l'arc mandibulaire. La partie postérieure de l'arc suboculaire (fig. 17, C. ept. M.) correspond à la partie proximale de l'arc mandibulaire des Gnathostomes.

En comparant le crâne de la lamproie à celui des Gnathostomes, Huxley soutient l'opinion qu'il existe une grande ressemblance entre le crâne des Pétromyzontes et celui des têtards des Amphibiens anoures et suppose qu'ils sont construits sur un seul et même plan. Il dit qu'il est possible de ramener l'appareil craniofacial des Pétromyzontes, avec l'aide des formes intermédiaires, au type des Vertébrés supérieurs. En ce qui concerne les Myxinoïdes, leur organisation étant, selon Huxley, plus avancée que celle des Pétromyzontes, leur crâne peut être facilement ramené au plan général (ordynary vertebrate type) commun aux autres Vertébrés.

Comme nous l'avons dit, cette hypothèse de Huxley, ainsi que les homologies qu'il a établies, ont eu une grande influence sur tous les auteurs qui se sont occupés de l'interprétation des éléments du crâne et du squelette viscéral des Marsypobranches. Ainsi Fürbringer (1875), dans ses travaux classiques sur les muscles craniaux des Cyclostomes, admet les idées de Huxley sur la signification des différentes parties du squelette des Pétromyzontes. De même A. Schneider (1879), dans son interprétation de la signification des éléments du squelette de la tête du Pétromyzonte, se rapproche étroitement de la conception de Huxley. Il considère le pédicule postérieur de l'arc suboculaire (fig. 17, C. ept. M.) comme un élément homologue à l'os carré et le pédicule antérieur comme celui du ptérygoïde. Lui aussi appuie sur la ressemblance qui existe entre le crâne de la lamproie et celui des larves des Amphibiens anoures.

Nous retrouvons ces idées sur la signification des parties du squelette céphalique des Cyclostomes et sur leurs relations philogénétiques avec les Anoures dans les excellents travaux de W. K. Parker (1883), d'où ils ont passé dans presque tous les traités d'anatomie comparée. En avant de la région trabéculaire du crâne et sur la face ventrale de la capsule cartilagineuse olfactive, s'étend la région ethmoïdienne, qui, en se prolongeant, forme le cartilage dorsal postérieur (fig. 17, c. d. p., „hintere Deckplate" de J. Müller, „ethmoideum", Fürbringer); Parker homologise cette plaque dorsale postérieure aux cornes trabéculaires des larves des Batraciens anoures.

D'autre part, il homologise la partie proximale de l'anse suboculaire (fig. 17, C. ept. M.) au „pédicle" de l'os carré des Anoures et il considère la partie moyenne de cette anse comme homologue au cartilage ptérigoïde; sa partie antérieure (fig. 17, Prm_1) correspond selon lui au postpalatinum et à l'ethmopalatinum. En outre, Parker croit découvrir chez le Pétromyzon l'homologue de la mandibule des Gnathostomes: il considère le cartilage que Fürbringer appelle „processus spinosus" (anterolateral cartilage de Huxley) comme un cartilage mandibulaire distal et pense comme Huxley, que le cartilage inférieur impair de la langue (Zungenbein de J. Müller) représente la copula de l'arc mandibulaire (median distal mandibula). Quant au cartilage dorsal antérieur (fig. 17, C. d. a) (vordere Deckplatte de J. Müller), aux cartilages rhomboïdes (Fürbringer) et aux cartilages latéraux, Parker les considère tous comme des cartilages labiaux et les homologise aux cartilages labiaux des Amphibiens anoures. L'hyomandibulare et le hyoïdeum de Huxley correspondent d'après lui aux éléments épi- et cératohyale des Vertébrés supérieurs. En ce qui concerne les arcs branchiaux du Pétromyzon, Parker ne les homologise pas aux vrais arcs branchiaux des autres Vertébrés, mais aux arcs branchiaux extérieurs des Sélaciens (extrabranchialia). En avant du premier arc branchial, Parker indique encore un arc viscéral externe qui appartient à la région hyoïdienne et représente l'extrahyale. Relativement à la position qu'occupent dans le système des Vertébrés les Cyclostomes et les Batraciens, Parker soutient que les Myxinoïdes, les Pétromyzontes et les Amphibiens anoures représentent trois groupes qui se rapprochent l'un de l'autre plus que de tout autre groupe systématique des Ichtyopsides. Quoiqu'il y ait une lacune considérable, due à la perte de plusieurs centaines d'espèces éteintes, il est tout de même possible de supposer qu'un Myxinoïde adulte correspond à la larve d'une lamproie et qu'un Pétromyzon adulte correspond à la larve d'un Batracien anoure.

Les considérations théoriques de Parker, qui ne sont autre chose que le développement des idées de Huxley, ont eu une influence considérable sur les idées des auteurs sur la signification des éléments du squelette de la tête des Mar-

sypobranches. Ainsi les homologies que Huxley-Parker ont constatées dans la région orale du squelette viscéral des Cyclostomes sont admises généralement, non seulement dans les travaux spéciaux, mais aussi dans les traités d'Anatomie comparée.

Il résulte de cette conception que le squelette viscéral des Cyclostomes est dérivé avec des modifications considérables du type des Gnathostomes, c'est-à-dire que leurs ancêtres ont possédé un arc mandibulaire, composé d'un palatoquadratum et d'une mandibule mobiles et pourvus d'articulations qui fonctionnaient comme un appareil maxillaire.

L. Neumayer et J. B. Howes (1892) acceptent généralement les homologisations de Huxley et de Parker concernant les éléments craniofaciaux du squelette des Marsypobranchiens. Howes considère l'arc suboculaire (fig. 17, C. ept. M.) comme l'homologue du palatoquadratum, le praepalatinum (fig. 17, Prm_1) (Parker) comme celui du cartilage dit de Meckel et le „styliformprocess" (fig. 17, MB_1) et „cornual cartilage" (fig. 17, P. hpt. M.) (Huxley) comme celui de l'arc hyoïdien. Les cartilages labiaux des Myxinoïdes correspondent, d'après Howes, à l'appareil labial que nous trouvons chez le Callorhynche et des Sélaciens.

Nous voyons que les auteurs qui se sont spécialement occupés du squelette des Cyclostomes et qui ont tiré de leurs travaux des conclusions théoriques, admettent que les Cyclostomes sont des Gnathostomes modifiés, dont les mâchoires se sont transformées en un appareil buccal d'un type spécial. Ayers et Jaekson (1900) et Stockard (1905-06) admettent cette hypothèse.

Les vues exposées ci-dessus nous amènent à une question du plus grand intérêt, la question de la position systématique des Cyclostomes. Dans les pages suivantes nous allons, d'une manière très succincte, passer en revue les opinions des principaux auteurs sur ce sujet.

Les vieux auteurs rangeaient les Cyclostomes, de même que les Leptocardiens, dans la classe des Poissons. Cuvier (1828) admet que les poissons cartilagineux se divisent en deux groupes: I. Chondroptérigiens à branchies libres: ordre Sturions; II. Chondroptérigiens à branchies fixes avec les deux

ordres: 1er ordre, Sélaciens ou Plagiostomes; 2e ordre, Cyclostomes. L. Bonaparte (1832—1841) admet que les Marsypobranches forment une sous-classe des Poissons; Agassiz (1844) les classe dans le même ordre (Placoïdes) que les Sélaciens. Selon I. Müller (1844), les Marsypobranches (Cyclostomes) forment une sous-classe des Poissons avec l'ordre des Hyperoartii (fam. *Pétromyzontes*) et l'ordre des Hyperotreti (fam. *Myxinoïdes*).

Une modification considérable s'était produite dans les vues des auteurs sur les Cyclostomes depuis l'apparition de L'„Origine of Species" de Ch. Darwin, c'est-à-dire quand la question des formes les plus primitives des Vertébrés acquit une importance prépondérante.

Comme nous l'avons déjà signalé, les auteurs de l'époque précédente considéraient les Cyclostomes comme des Poissons. E. Haeckel, dans son „Allgemeine Morphologie" (1866), sépare les Cyclostomes des Poissons et en forme un cladus indépendant des Vertébrés primitifs qu'il nomme *Monorhina* et qu'il oppose aux autres Craniotes (*Amphirrhina* Haeckel). Il affirme que: „les Poissons se rapprochent plus étroitement de l'homme et des autres Mammifères que les Monorrhines des Poissons. Nous les considérons comme les derniers survivants des différents groupes de Vertébrés qui se sont certainement développés à une époque antérieure; c'est un groupe indépendant des Amphirrhines qui descend directement des Leptocardiens". Plus tard, dans sa „Philogénie systématique" (1895), Haeckel soutient encore l'opinion que les Marsypobranches (*Monorrhina*) et tous les autres Vertébrés (*Amphirrhina*) sont deux branches séparées, descendues chacune indépendamment de leurs ancêtres communs, des *Archicraniata* hypothétiques.

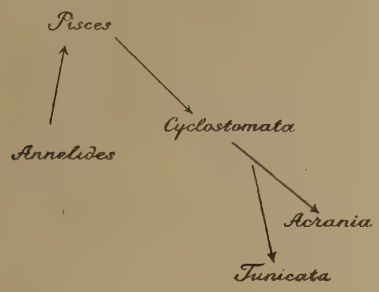
Les idées émises par Huxley et adoptées par Parker sur l'existence d'une parenté intime entre les Marsypobranches et les Amphibiens, spécialement les Anoures, sont bien moins répandues. Nous avons vu que d'après Parker les Myxinoïdes, les Pétromyzontes et les Anoures ne sont autre chose que trois stades successifs, appartenant à la même série philogénétique, et que le Pétromyzon peut être considéré comme une forme intermédiaire entre les Myxinoïdes et les Amphibiens

anoures. Or, en faisant ces comparaisons, il a pris en considération seulement le squelette cranial, sans examiner les autres systèmes d'organes, qui sont pourtant très différents chez les Cyclostomes et les Amphibiens. Donc cette comparaison est basée sur très peu de caractères et a très peu de partisans.

Comme l'on sait, A. Dohrn fait dériver les Gnathostomes inférieurs des formes proches aux Annélides: il met aussi en évidence l'affinité qui existe entre les Gnathostomes, spécialement les Sélaciens, et les Annélides contemporaines. En supposant une telle origine des Vertébrés, „on ne pourrait pourtant pas trouver une place pour l'Amphioxus, qui ne peut être classé ni parmi les Annélides, ni parmi les Poissons inférieurs, descendus de ces Annélides, car il est dépourvu de tous les caractères propres à ces derniers". „D'autre part, l'Amphioxus montrant des affinités d'un côté avec les Cyclostomes, de l'autre avec les Ascidiens, il ne serait possible ni de l'exclure de la lignée des Poissons sans en faire autant avec les Cyclostomes, ni de l'insérer dans la classe des Ascidiens".

Autrement dit, la principale difficulté pour A. Dohrn consiste dans l'impossibilité de considérer l'Amphioxus et les Ascidies comme des formes intermédiaires entre les ancêtres annélidiers des Vertébrés et les poissons Gnathostomes. Il croit pouvoir éluder cette difficulté avec l'aide de son hypothèse sur la dégénérescence des formes en question. Ainsi il fait remarquer que les Cyclostomes sont jusqu'à un certain point des êtres parasites, et s'en remet à la règle générale d'après laquelle tout parasitisme mène à des modifications régressives et à la dégradation générale de l'organisme. Les Cyclostomes doivent, selon lui, être considérés comme des Poissons dégénérés qui ont perdu à cause de leur vie parasitique toute une série d'organes inutiles. Ainsi sont-ils totalement dépourvus de membres pairs et de nageoires impaires dont étaient pourvus leurs ancêtres pisciformes. Nous trouvons également d'après lui une dégradation partielle du crâne et autres organes de la tête: ainsi les yeux, les organes de l'odorat et de l'ouïe ont subi des changements régressifs notables. Au contraire, l'appareil buccal et le système branchial

se sont modifiés en général dans une direction progressive. Donc les Cyclostomes ne sont, d'après A. Dohrn, que des Poissons dégénérés. En poursuivant cette suite d'idées, Dohrn, en examinant les relations philogénétiques des Acraniens, arrive à la conclusion que l'Amphioxus n'est autre chose qu'un Cyclostome dégénéré qui, en s'adaptant à la vie dans le sable, a perdu la majeure partie des caractères propres à ses ancêtres craniotes: tels sont le crâne, le cerveau, les organes des sens supérieurs, etc.; seule sa corbeille branchiale s'est développée progressivement. Les ancêtres des Acraniens étaient, d'après Dohrn, pareils à des Ammocètes adultes. Les Ascidiens sont des Vertébrés qui, à la suite de leur vie sédentaire ont subi une dégradation encore plus avancée et doivent être considérés, selon Dohrn, comme une étape nouvelle dans cette série de formes dégénérées. Ces conceptions de Dohrn sur les relations philogénétiques réciproques entre les animaux dernièrement mentionnés peuvent être représentées par le tableau suivant.



A.

Dans ses recherches postérieures, consacrées à l'étude des Cyclostomes, Dohrn aboutit à deux conclusions importantes. Comme nous l'avons déjà signalé, les auteurs précédents supposaient que les arcs branchiaux des Cyclostomes doivent être considérés comme les arcs branchiaux externes correspondant aux extrabranchialia des Sélaciens. Dans sa „V Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers“ (1884), après un examen minutieux du développement des muscles

des arcs viscéraux chez les Pétromyzontes et les Sélaciens, Dohrn conclut que les arcs branchiaux de la lamproie correspondent non aux extrabranchialia des Sélaciens, mais bien à leurs vrais arcs branchiaux. Dans ses IX et XII études, il établit les homologies suivantes: 1) la glande thyroïdienne des Poissons correspond aux sillons hypobranchiaux des Tuniciers et de l'Amphioxus et au sac hypobranchial de l'Ammocète, 2) le sillon pseudobranchial de l'Ammocète est homologue au sillon cilié buccal des Tuniciers et à la fente spiraculaire des Sélaciens et Ganoïdes.

Nous trouvons trois ordres d'idées différentes dans les travaux des auteurs ci-dessus mentionnés: 1) Les Cyclostomes sont des Poissons primitifs, qui ont une organisation inférieure et spécialisée (auteurs de l'époque prédarwinienne, Huxley, Parker). 2) Les Cyclostomes sont des formes très dégradées descendues des Poissons typiques et dont l'infériorité est due à des changements régressifs (Dohrn). 3) Les Cyclostomes ne sont pas de vrais Poissons, mais ils sont des formes très primitives, dérivées indépendamment des Archicraniata (Haeckel).

Ces trois opinions fondamentales sur les relations phylogénétiques entre les Cyclostomes et autres Chordates ont eu une grande influence sur les auteurs ultérieurs. En 1872, le célèbre paléontologue américain Cope a proposé de considérer les Cyclostomes comme une classe indépendante; plus tard (1883), il sépare les Leptocardiens (Acrania) des autres Vertébrés craniotes et divise ces derniers en *Agnatha*, qui se caractérisent par l'absence complète de mâchoires, c'est-à-dire par une manière particulière de l'absorption de la nourriture, différant en ceci de tous les autres Vertébrés, et en Gnathostomata ou Vertébrés munis de mâchoires. Dans le groupe des Agnathes, Cope réunit d'abord tous les Cyclostomes (lamproies et myxines) et ensuite les divers Ostracophores (s. Ostracodermes), munis d'un squelette extérieur très compliqué. Le caractère principal qui permet de réunir en un seul groupe des êtres aussi différents que les Cyclostomes, privés de tout squelette externe, et les Ostracophores, couverts d'une cuirasse osseuse très compliquée, est l'absence complète chez les uns comme chez les autres de mâchoires typiques, c'est-à-dire

d'un arc viscéral, modifié et divisé en un palatoquadratum et un cartilage dit de Meckel. Selon Cope, les vertébrés privés de mâchoire, les Agnathes, représentent un stade très primitif et très ancien du développement philogénétique des Vertébrés; ils proviennent d'une racine commune avec les Poissons, mais ils se sont séparés de cette racine commune un peu plus tôt que ces derniers. Cette manière de considérer les relations systématiques des Cyclostomes et avec les Ostracophores est répandue surtout parmi les auteurs américains.

Nous avons déjà énuméré les opinions les plus répandues touchant le philogénèse des Cyclostomes et leurs rapports avec les Gnathostomes. On ne saurait affirmer qu'il existe aujourd'hui une unanimité dans les opinions des auteurs en ce qui concerne les rapports philogénétiques entre: 1) les Cyclostomes et les Poissons et 2) les lamproies et les myxines. En ce qui concerne cette dernière question, la majorité des auteurs penche vers l'idée d'une proche affinité entre les Pétromyzontes et les Myxinoïdes. Mais Fürbringer croit que les lamproies et les myxines sont aussi éloignées les unes des autres qu'elles le sont des Gnathostomes. Il proposa d'abord (1897) de diviser tous les Vertébrés craniotes en trois groupes, se basant sur la position de l'ancien et du nouvel orifice buccal (*Paleostoma* et *Neostoma*, Kupffer): 1. *Distoma* (*Myxinoïdes*), 2. *Cyclostoma* (*Pétromyzontes*), 3. *Gnathostoma*. Plus tard il renonça à cette classification des Vertébrés, basée sur la structure de la bouche et du canal nasopharyngiens, mais il soutint toujours qu'il existe une différence capitale entre les myxines et les lamproies, et, se basant maintenant sur le nombre des canaux auditifs, il propose de subdiviser les Vertébrés craniotes en 1. *Monosolenia* (*Myxinoïdes*), 2. *Disolenia* (*Petromyzontes*) et 3. *Trisolenia* (*Gnathostomes*).

Chipley (1904) considère les Cyclostomes comme une classe spéciale des Vertébrés primitifs et souligne la différence profonde qui existe entre eux et les autres Vertébrés (Gnathostomes). Goodrich (1909) et Mac Bride opposent les lamproies et les myxines comme une branche (branch) spéciale à tous les autres Vertébrés (Gnathostomes), faisant descendre les unes comme les autres des Craniotes primitifs. W.

N. F. Woodland (1913), qui a étudié l'anatomie de *Geotria* et de *Mordacia*, refuse d'admettre l'hypothèse que les Cyclostomes sont des Poissons (Gnathostomes) dégénérés, et va jusqu'à nier la possibilité d'homologiser les arcs viscéraux des Gnathostomes avec les arcs viscéraux des Cyclostomes. Dans mes notes préliminaires (comme dans le présent travail), j'admets cette dernière homologie, mais je ne puis pas me ranger à l'hypothèse que les Poissons ont eu des Poissons pour ancêtres. D'autre part, E. Lönnberg (1906) inclut l'Amphioxus (Leptocardiens) ainsi que les Cyclostomes dans le groupe des Poissons, donnant à ce terme un sens très général.

N'ayant pas l'intention d'énumérer plus en détail les opinions des auteurs sur le phylogénèse des Cyclostomes et sur leurs rapports avec les Gnathostomes, nous devons signaler que le trait commun dans les opinions des auteurs modernes est la tendance générale de séparer les Cyclostomes des Poissons et d'en faire un groupe systématique à part. En ce qui concerne la question des rapports entre les Cyclostomes et les autres Vertébrés, c'est-à-dire la question de la valeur systématique du groupe des Cyclostomes, les opinions les auteurs diffèrent essentiellement: les uns les considèrent comme une classe équivalente aux autres classes des Vertébrés, c'est-à-dire qu'ils subdivisent tous les Vertébrés craniotes en six classes *(Cyclostomata, Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia);* les autres opposent les Cyclostomes à tous les Gnathostomes, leur attribuant ainsi la signification, la valeur, d'un groupe systématique équivalent à tous les autres Vertébrés craniotes en bloc (branch de Goodrich); les troisièmes enfin, comme par exemple Fürbringer, admettent une différence encore plus profonde entre les groupes en question, et subdivisent tous les Vertébrés craniotes en trois groupes équivalents (Myxines, Pétromyzontes et Gnathostomes).

Nous voyons que les vues des auteurs sont loin de concorder entre elles et que la question de la position systématique des Cyclostomes et de leurs rapports philogénétiques avec les autres Vertébrés doit être soumise à un nouvel examen où l'on prendrait en considération, autant qu'il est possible, toutes les faces de leur organisation.

Nous avons vu que la différence entre les opinions des auteurs de la seconde moitié du XIX^e^ siècle et les auteurs plus modernes, consiste en ce que ces derniers séparent les Cyclostomes des Poissons et les considèrent comme les représentants d'une classe spéciale; en même temps la plupart des auteurs cités tiennent les Cyclostomes pour des êtres généralement plus primitifs que les Poissons, en admettant toutefois une spécialisation et même une dégénérescence partielle de leur organisme. Pourtant on ne doit pas croire que l'idée de A. Dohrn que toutes les particularités caractérisant les Cyclostomes sont des modifications secondaires, dues en grande partie à la dégradation de leur organisme, n'a exercé aucune influence. Il est vrai qu'aujourd'hui les opinions de Dohrn, prises dans leur ensemble, n'ont pas beaucoup de partisans; pourtant, en passant en revue les vues des auteurs sur les particularités de l'organisation des Cyclostomes, on trouve que l'idée qu'ils représentent des êtres dégénérés, dont les ancêtres avaient une organisation plus compliquée, est beaucoup plus répandue que l'on ne serait tenté de le croire.

Cette manière de voir influence surtout les vues sur la morphologie du squelette; même ceux des auteurs modernes (comme par exemple Mac Bride, Goodrich, E. Lönnberg), qui considèrent les Cyclostomes comme les formes primitives, acceptent, en ce qui concerne leur squelette, les homologies établies par Parker et ses successeurs, c'est-à-dire les homologies fondées sur l'idée que les parties du squelette des Cyclostomes correspondent, même dans leurs détails, aux parties du squelette spécialisés et différenciées des Gnathostomes. Pour Huxley et Parker, qui admettaient les affinités entre les Cyclostomes et des êtres ayant une aussi haute organisation que les Amphibiens anoures, cette idée était parfaitement naturelle. Mais il est évident que, pour un auteur qui a pour point de départ l'idée que les Cyclostomes et les Gnathostomes se sont séparés dans un stade très ancien de philogénèse, ces vues n'ont aucune raison d'être. Nous voyons que la question de la morphologie du squelette des Cyclostomes a besoin d'être réexaminée à fond, et cet examen est le premier problème que nous allons traiter dans le présent travail.

Le second problème qui va nous occuper est celui de la philogénèse des Cyclostomes et de leurs relations avec les Gnathostomes: nous essayerons de résoudre cette question difficile en tenant compte de toute la somme de l'organisation de ces formes. Cette dernière question est intimement liée au problème de l'organisation des ancêtres communs des Cyclostomes et des Gnathostomes, c'est-à-dire de Craniotes primitifs (Protocraniotes).

Nous avons esquissé très brièvement les problèmes que nous essayons de résoudre dans le présent travail: il va sans dire que quelques-uns de ces problèmes (par exemple la question de la structure des Protocraniotes) d'après leur caractère même ne permettent qu'une solution hypothétique; une étude scrupuleuse et autant que possible impartiale de ces questions m'a montré que les résultats obtenus en étudiant des systèmes d'organes très différents chez les Cyclostomes et chez les Gnathostomes, concordent entre eux, ce qui me fait croire que mes conclusions hypothétiques sont justes.

2. Développement du squelette de la partie antérieure du corps de la lamproie.

Mes études sur le développement de la lamproie ont été commencées depuis déjà longtemps, mais leur publication a été retardée par des circonstances imprévues. La plus grande partie du matériel embryologique a été recueillie par moi-même près de Naples. Je remercie sincèrement MM. Schimkewitch et Deruguine, qui ont eu l'obligeance de m'envoyer quelques exemplaires d'Ammocète dans les stades avancés. D. Filatov a bien voulu me prêter plusieurs séries de coupes d'embryons de lamproie et m'a permis de citer ses observations inédites sur le développement du squelette céphalique. Mes élèves m'ont beaucoup aidé dans ce travail: ainsi M. Matwejev m'a donné plusieurs de ses embryons de lamproie et m'en a fait quelques séries de coupes; de Maťkouchek j'ai reçu une série de matériaux sur le développement des Amphibiens urodèles; Mlle Rylkov a bien voulu recopier pour moi quelques-unes de mes figures dans

le texte. Je suis en outre bien obligé à Mlle Raywitch, qui a traduit mon ouvrage en français et qui m'a aidé à en corriger les épreuves. Je profite de cette occasion pour exprimer ma sincère et profonde gratitude à toutes les personnes qui m'ont prêté leur concours.

Je ne m'arrêterai pas sur la technique que j'ai suivie, car elle ne présente rien de particulier, et je signalerai seulement que j'ai largement usé de la méthode de reconstruction graphique, qui s'est montrée particulièrement propre à ce cas. La première communication sur les résultats que j'ai obtenus a été publiée en russe dans les „Protocoles de la Société des Naturalistes de Kiew" en 1911; une deuxième communication a été insérée dans l'„Anatomischer Anzeiger" en 1913. Dans la même année de 1913 parut l'ouvrage de A. Schalk sur le développement du squelette axial et viscéral de la lamproie. Malgré la concordance de plusieurs de nos résultats, je n'ai pas abrégé la partie descriptive de mon travail, car sans une description détaillée du développement du crâne et du squelette viscéral du Pétromyzon, mes résultats théoriques, c'est-à-dire ce qui est le plus essentiel dans cette étude, pourraient ne pas être compris par le lecteur.

Je commence la description de mes observations personnelles sur le développement du squelette de la partie antérieure du corps de la lamproie (*Petromyzon Planeri*) par un stade assez jeune, dont la reconstruction (d'après une série de coupes sagittales) est représentée sur la fig. 18 (Pl. VI).

Nous savons que le squelette viscéral des Cyclostomes se forme à un stade plus jeune de la vie embryonnaire que le squelette axial. La fig. 18 représente un embryon, chez lequel les arcs branchiaux sont déjà formés, mais qui ne possède pas encore l'ébauche du squelette axial *) de la tête.

Dans ce stade, l'orifice buccal n'est pas formé et l'intestin entodermique ne communique pas encore avec le monde extérieur, mais l'invagination buccale (M.) est bien développée.

Les fentes branchiales externes ne sont pas encore ouvertes et les sacs branchiaux forment une série (fig 18, S. br.$_1$—S.br.$_7$),

*) Dans le présent travail je ne m'occuperai pas du développement de la chorde dorsale, qui se forme plus tôt que toutes les autres parties du squelette.

d'évaginations entodermiques qui s'appliquent à la paroi ectodermique du corps. Le premier sac branchial (S. br.$_1$) est situé sous l'oreille (Au.); immédiatement en avant de l'oreille est disposé le sac hyoïdien ou spiraculaire (S. H.), qui chez les Cyclostomes ne s'ouvre pas à l'extérieur. Dans ce stade, ce sac (premier sac prébranchial) est parfaitement développé et ressemble en tous points aux autres sacs branchiaux (fig. 18, S. br$_1$—S. br$_7$).

Sur la reconstruction, fig. 18, on voit le cerveau avec les subdivisions typiques (C_1, C_2, C_3), l'œil (Oc.) et la vésicule auditive (Au.): l'œil dans ce stade de développement a la forme d'un bocal à double paroi (fig. 18, Oc.), et la vésicule auditive (Au.) possède déjà un canal endolymphatique bien développé.

Sur la reconstruction on aperçoit très bien la position des nerfs cérébraux et leurs relations avec les autres organes de la tête et avec les sacs viscéraux. A la face dorsale de l'œil est situé le ganglion du trijumeau I (V_1); entre l'œil (Oc.) et la vésicule auditive est le ganglion du trijumeau II (V_2), dont la branche mandibulaire médiale (r. mandibularis medialis n. trigemini II, R. md. m. V) passe en avant du sac spiraculaire (S. H); les relations entre cette branche (R. md. m. V) et le sac hyoïdien (S. H.) sont exactement les mêmes que les relations des nerfs VII, IX, X_1—X_6 aux vrais sacs branchiaux (S. br$_1$, S. br$_2$...); on voit très bien ces relations sur la figure 18: chaque ganglion branchial (VII, IX, X_1, X_2...) est situé entre deux sacs viscéraux.

En ce qui concerne les parties du squelette développées dans ce stade peu avancé, on ne voit (Fig. 18) que les six arcs branchiaux antérieurs (A, br. 1—A. br. 6), qui ont la forme de courts bâtonnets prochondraux; ces arcs (A. br. 1, A. br. 2, A. br. 3...) sont, comme on le voit sur la fig. 18, disposés entre les sacs branchiaux. Le premier arc (A br.$_1$) est derrière le premier sac branchial (S. br.$_1$) dans la région du nerf glossopharyngien (XI). Il n'y a pas d'arc ni entre le premier sac branchial (S. br$_1$) et le premier sac prébranchial (hyoïdient), ni plus rostralement. Les autres arcs branchiaux (A. br. 2, A. br. 3...) correspondent aux ganglions branchiaux du nerf vague (X_1...); le septième arc branchial n'est pas encore formé. Très intéressante est la forme et la constitution de ces arcs: ce sont de courtes tiges à peine courbées qui ressemblent beaucoup aux arcs

branchiaux des Gnathostomes au commencement de leur développement.

Si nous prenons en considération que les arcs branchiaux des Cyclostomes à des stades plus avancés de leur développement et chez les adultes se distinguent par leurs courbures multiples et ont une forme très sinueuse, nous devons admettre que leur forme au commencement de leur développement est très remarquable: nous avons lieu de penser que leur forme chez les adultes est un caractère acquis par les Cyclostomes comme tels. Il n'y a pas d'autres formations du squelette (excepté la corde dorsale) dans ce stade.

La fig. 1 (Pl. I) nous représente le cerveau, les nerfs cérébraux, les organes des sens supérieurs et le squelette de la partie antérieure du corps d'une larve un peu plus avancée, reconstitués d'après une série de coupes sagittales. Nous voyons sur la reconstruction les principales subdivisions du cerveau (C_1, C_2, C_3) et les racines des nerfs cérébraux sortant de la medulla oblongata. Nous discernons les ganglions des deux nerfs trijumeaux (V_1, V_2), du facial (VII) et du glossopharyngien (IX) et les ganglions du nerf vague (XI. et X_1... X_6). L'œil se trouve entre les deux ganglions trijumeaux, l'ophtalmique et le maxillo-mandibulaire; la vésicule auditive (Au.), dont le canal endolymphatique est bien développé, se trouve entre les ganglions facial et glossopharyngien.

En avant du cerveau nous voyons l'organe olfactif (N) et l'hypophyse (Hyp.); la bouche est représentée sur la fig. 1 d'après la coupe médiane; plus loin nous voyons la position du velum (Vel.), marquée avec la ligne pointillée, et les orifices externes des sept sacs branchiaux (K_1—K_7). Dans ce stade la corde dorsale (Ch.) est très épaisse et constituée de cellules vacuolisées, contenant encore les grains du vitellus. L'épithélium de la corde et sa gaîne sont constitués d'une façon typique. La terminaison antérieure de la corde est pointue et se recourbe ventralement sur la face inférieure de l'infundibulum (J.) du cerveau.

Le squelette du crâne est formé en partie par un tissu prochondral et en partie par le mésenchyme. Des deux côtés latéraux de la corde, du côté ventral des yeux (Oc.) et du côté médial des ganglions du trijumeau II et du facial, se trou-

vent deux plaques que les auteurs nomment (d'après Parker) trabécules du crâne (trabeculae cranii, P. ch. a, C. p. ch.) *); ces éléments du squelette cranial sont chondrifiés dans leur partie médiale, et encore mésenchymatiques aux deux bouts, ce qui est marqué sur la reconstruction fig. 1 en pointillé.

Ces trabécules ont la forme de deux tiges recourbées dont les parties postérieures sont appliquées à la corde dorsale (Ch.) et forment avec elle la base du crâne de la larve (fig. 1, 4, 5, P. ch. a.); dans la partie rostrale, ces tiges divergent en embrassant la base du cerveau (C.). Elles s'appliquent sur la face dorsale de la corde (Ch.) de telle sorte, que leurs axes horizontaux se prolongent le long de celui de la corde; il s'ensuit que l'extrémité recourbée de la corde s'étend à la face ventrale des parties antérieures des trabécules. Les extrémités postérieures des trabécules atteignent la partie antérieure des vésicules auditives.

Comme on voit sur la fig. 1, la plus grande partie des trabécules de Parker s'étendent le long de la corde, un petit segment antérieur seul embrasse le cerveau. On voit encore mieux les formes des trabécules sur la reconstruction fig. 9 (Pl. III), faite d'après une série de coupes frontales. Cette reconstruction représente un stade un peu plus avancé.

En ce qui concerne l'origine des pièces squelettiques, dites trabeculae cranii de la lamproie, qui est très importante pour la détermination de leur signification morphologique, elle a été étudiée par N. Kolzov, dont les résultats ont été vérifiés par D. Filatov**). Les deux auteurs arrivent aux mêmes conclusions. Kolzov affirme, et ce fait est confirmé par Filatov, que les trabeculae cranii autorum se développent à partir des sclérotomes des trois somites antérieures de la tête de la lamproie.

Ces résultats sont excessivement intéressants et nous permettent de préciser la signification de ces parties du squelette des Cyclostomes.

*) Nous appliquons le nom de „trabécules du crâne" à ces formations d'une façon provisoire; nous verrons plus loin qu'elles ne sont pas homologues aux trabécules des Gnathostomes et doivent être désignées par un autre terme.

**) Les résultats de D. Filatov n'ont pas encore été publiés.

J'avais eu antérieurement l'occasion de remarquer que les deux premières somites antérieures de Van Wijhe ne représentent pas de vrais somites, mais sont des formations viscérales. Je pense que les observations ultérieures, notamment celles de Kolzov, contredisent cette dernière opinion.

Je crois devoir admettre, à la suite des observations de Kolzov sur les Cyclostomes et de celles d'une série d'autres auteurs sur différents Gnathostomes, que les trois cavités céphaliques antérieures, ou les trois premiers segments mésodermiques de la tête, sont homodynames aux somites qui représentent les segments axiaux du tronc.

Mais si les conformations, dites trabécules, du crâne de l'Ammocète proviennent des sclérotomes des trois somites antérieures de la tête, nous sommes tenus de les considérer comme des parties du squelette axial. La position de ces formations et leurs rapports avec la corde (fig. 1, 4) étant en tous points conformes à une telle conclusion, nous sommes obligés de conclure que les trabeculae cranii de l'Ammocète, d'après les données de leur position et de leur développement, sont des formations axiales, homodynames avec les arcs neuraux des vertèbres du tronc. On peut dès lors se demander s'il est possible maintenant de donner à ces conformations le nom de „trabeculae cranii", comme le font les auteurs différents, comme je le faisais moi-même dans mes travaux précédents (Séwertzov, 1894 et 1899). La question conduit à poser l'alternative suivante: ou bien nous admettons que les trabécules du crâne des Gnathostomes sont homologues aux conformations tout à l'heure décrites des Cyclostomes, et alors les trabécules de tous les Vertébrés sont des éléments du squelette axial; ou bien ils ne le sont pas, et ces conformations des Cyclostomes ne correspondent pas aux trabécules dans le sens des Gnathostomes et doivent être désignées par un autre terme. Les observations de D. Filatov sur les Reptiles et mes propres observations sur l'Acipenser, les Sélaciens et les Urodèles me forcent à admettre la seconde alternative et à rejeter l'homologie entre lesdites trabécules des Cyclostomes et les trabécules des Gnathostomes. Dans la suite nous reviendrons encore à cette question; pour le moment nous devons nous demander à quoi correspondent

réellement en ce cas les conformations dites trabécules des Cyclostomes? Nous savons que ce sont des formations axiales qui se développent des sclérotomes des somités antérieures de la tête et qui se disposent dans la proximité immédiate de la corde; elles sont homodynames avec les arcs neuraux des vertèbres du tronc.

Dans la tête des Gnathostomes il se trouve des éléments du squelette qui occupent précisément la même situation par rapport aux segments céphaliques, à la corde et au cerveau: ce sont les cartilages parachordaux (parachordalia). Chez les Sélaciens et chez les *Chondrostei*, c'est-à-dire chez les Gnathostomes les plus inférieurs, exactement dans la même région que chez les Cyclostomes, dans la direction rostrale de la capsule auditive dans les mêmes rapports avec la corde et le système nerveux, se trouvent les parties antérieures des parachordalia qui se forment aussi aux dépens des sclérotomes des somités céphaliques. Par conséquent, vu l'identité complète qui existe entre le développement et la situation des conformations dites trabécules des Cyclostomes, et la situation des parties antérieures des parachordalia des Gnathostomes inférieurs, je suis porté à croire que ces conformations sont parfaitement homologues et que les formations dites trabécules des Cyclostomes correspondent aux parties antérieures des parachordalia des Gnathostomes. D'autre part, puisqu'on trouve chez l'Ammocète dans la région métaotique des éléments du squelette que j'ai désignés (Séwertzov, 1897, 1899) sous le nom de parachordalia posteriora, je me propose d'appeler dorénavant les trabeculae cranii autorum de l'Ammocète parachordalia anteriora, et leurs parties antérieures qui se prolongent en avant en embrassant le cerveau cornes paracordales (cornua parachordalia).

D'autre part, pour éviter les malentendus, je dois faire remarquer ce qui suit: Kupffer a cru trouver chez les Cyclostomes deux petits cartilages qui se soudent aux trabécules et a considéré ces cartilages comme des parachordalia antérieures. Dans la suite (Séwertzov, 1899) j'ai admis que les parachordalia antérieures de Kupffer sont soudées aux trabécules et forment avec eux une plaque trabéculaire. Kolzov (en 1901) n'a pas confirmé cette observation et n'a pas trouvé

les parachordalia antérieures de Kupffer comme des formations indépendantes. D'après mes dernières observations, je dois me joindre à cet auteur et dire que je n'ai pu trouver chez les Cyclostomes les parachordalia (dans le sens de Kupffer) indépendantes des trabécules. Ce que je désigne à présent sous le nom de parachordalia anteriora correspond exactement aux trabeculae autorum. Peut-être vaudrait-il mieux les désigner sous un autre nom, mais, puisque ces conformations des Cyclostomes correspondent aux parachordalia des Gnathostomes, il n'est pas commode de les nommer autrement. Comme les affirmations de Kupffer et la mienne (1899) ont été depuis longtemps rectifiées par Kolzov, je crois qu'il n'y aura pas de confusion dans la terminologie si nous désignons les trabécules des Cyclostomes par le terme „parachordalia anteriora".

Le résultat auquel nous arrivons, c'est-à-dire que les parachordaux antérieurs, les trabeculae autorum, correspondent aux parties rostrales des parachordalia des Gnathostomes, conduit à une autre question non moins intéressante, celle de savoir si les Cyclostomes ont, ou non, des conformations homologues aux trabeculae cranii des Gnathostomes? Pour le moment je laisse cette question ouverte.

Dans ce stade, les cartilages parachordaux antérieurs forment le seul élément du squelette axial de la tête; ni les parachordalia postérieures, ni les capsules des organes des sens supérieurs n'ont encore paru.

En ce qui concerne le squelette viscéral, tous les vrais arcs branchiaux sont déjà représentés. Ainsi, sur la reconstruction fig. 1, nous voyons les six premiers arcs branchiaux déjà chondrifiés (A. br. $_1$ — A. br. $_6$); le septième arc est encore mésenchymateux. Chaque arc branchial est disposé à la face caudale de la fente branchiale qui lui correspond. Les arcs branchiaux antérieurs se présentent sous la forme de tiges cartilagineuses, étendues superficiellement et beaucoup plus recourbées que dans le stade précédent; les arcs postérieurs sont moins recourbés. Les extrémités dorsales et ventrales du deuxième, troisième, etc., arcs branchiaux se recourbent médialement et rostralement; le premier arc fait exception à cette règle et ses extrémités dorsales et ventrales sont recourbées

en sens caudal. La fig. 1, est complétée par la fig. 2 (Pl. II), qui représente la coupe transversale d'un embryon de 23 jours. La coupe transversale passe au niveau des parties postérieures des capsules auditives, mais nous avons marqué sur le dessin (d'après cinq coupes caudales) la position du premier arc branchial, pour que le lecteur puisse se faire une idée de la forme de cet arc dans ce stade; on y voit que l'arc (fig. 2, A. br_1) se recourbe au milieu dans le sens médial. Les relations des extrémités dorsales de cette paire d'arcs avec le squelette axial sont très intéressantes; dans ce stade, elles n'atteignent pas encore la corde, étant séparées d'elle par les muscles axiaux disposés sur les côtés latéraux de la corde. Les extrémités ventrales du premier arc branchial (fig. 2, A. br_1) sont séparées l'une de l'autre sur la ligne médiale par la glande thyroïde.

Déjà dans ce stade le rapport entre l'arc branchial et les autres formations porte un caractère typique: chaque arc branchial (fig. 1) s'étend caudalement par rapport à la fente branchiale qui lui correspond. Dans la région dorsale, sur le sac branchial et dans la direction rostrale de l'arc branchial se trouve le ganglion branchial; de ce ganglion part le nerf branchial prenant la direction ventrale. En avant du premier arc branchial (A. br. 1) se trouvent le ganglion (IX) et le nerf branchial du glossopharyngien; en avant du second arc branchial (A. br. 2): le premier ganglion branchial du nerf vague (X_1 et X br. $_1$); en avant du troisième arc le second ganglion du nerf vague (X br. $_2$), etc. Ajoutons qu'entre chaque paire de nerfs branchiaux se trouve un arc branchial. Dans la partie de la tête, rostralement du nerf glossopharyngien, nous ne trouvons dans ce stade aucune trace d'arcs viscéraux. Il est intéressant que dans ce stade peu avancé nous pouvons déjà constater le commencement de la formation du treillage branchial, c'est-à-dire des commissures horizontales qui relient entre eux les arcs isolés. Nous voyons la naissance de ces liens dans les arcs branchiaux 1 et 2; au milieu du premier arc branchial je trouve deux branches superficielles, qui sont en ce moment formées d'un tissu encore mésenchymateux (fig. 1, P. ept. et P. hpt.); la branche dorsale se dirige dans la direction rostrale immédiatement au-dessus de la première fente branchiale, et la

branche ventrale suit le même cours. Je trouve également au-dessous de la deuxième fente quelques indices de l'apparitios de pareilles branches (P. ept_2 et P. hpt_2) au même point du second arc (A. br. 2). L'homologisation de ces conformationn n'est pas difficile: ce sont les premières ébauches des commissures épitrématiques et hypotrématiques du treillage branchial de l'Ammocète; et, comme nous le verrons dans la suite, elles se transforment en commissures entre les arcs branchiaux (C. ept_1, C. hpt_1, C. ept_2, C. hpt_2, etc., fig. 17).

Nous noterons quelques points d'un intérêt théorique: 1) chaque paire de commissures doit être considérée comme appartenant à un seul arc, à celui qui est situé sur la face caudale de la branchie en question, 2) nous voyons que ces branches resp. commissures se développent dans la direction rostro-caudale. Dans ce stade, les arcs branchiaux ne se rejoignent pas sur la ligne dorsale et n'ont pas de relations avec le squelette axial, de sorte que les commissures subchordales ne sont pas encore ébauchées. En revanche les commissures hypobranchiales (ventrales) commencent à se former. On s'aperçoit sur la reconstruction (fig. 1) que les extrémités ventrales des ares branchiaux ne sont plus libres, mais se relient entre elles par l'intermédiaire d'une bande longitudinale (Cv_1—Cv_6) de tissu mésenchyme assez épais, qui, comme le fait voir l'étude des stades successifs, se chondrifie postérieurement et forme les commissures ventrales de la corbeille branchiale de l'Ammocète. Entre les deux bandes sont situées la glande thyroïde et l'aorte ventrale, qui ne sont pas représentées sur la reconstruction.

Nous avons décrit tout à l'heure deux stades du développement du squelette, relativement très précoces. Pour donner une idée des relations qui existent entre les trabeculae cranii des auteurs, nos „parachordalia anteriora" et la corde dorsale, considérons les fig. 3, 4 et 5 (Pl. II), qui représentent trois coupes transversales d'un embryon de 26 jours. La coupe transversale, représentée sur la fig. 3, passe au niveau des extrémités antérieures des cornes parachordales (C. pch.). Sont à remarquer les relations réciproques de ces formations et de la corde dorsale; nous voyons précisément sur la même coupe transversale les extrémités antérieures des cornes (C. pch.) et la corde (Ch.). En poursuivant la série dans la

direction rostrale, nous n'apercevons plus les cornes dans la troisième coupe, mais l'extrémité antérieure de la corde est encore distincte sur cette coupe transversale. Autrement dit, la corde, dans ce stade de son développement, s'avance plus loin en avant que les trabeculae autorum, nos cornua parachordalia. Or, si nous considérons que, chez une très grande partie des Craniotes, les trabécules apparaissent en avant de l'extrémité de la corde dorsale, la position des parachordaux antérieurs (trabeculae autorum) qui apparaissent dès leur origine dans la région de la partie antérieure de la corde même, c'est-à-dire dans la région du squelette axial primordial, est parfaitement conforme à l'opinion ci-dessus exprimée sur la nature axiale des parachordalia anteriora.

Les extrémités des trabeculae s'étendent à peu près sur le même plan horizontal que la corde; elles en sont un peu éloignées, se trouvant dans la région latérale de la partie ventrale du cerveau. Elles sont aussi (C. pch.) reliées à la corde (Ch.) au moyen d'une bande épaisse de tissu mésenchyme.

En poursuivant notre série dans la direction caudale, nous voyons que les trabécules se rapprochent progressivement de la corde, et, sur la coupe fig. 4, qui est située caudalement relativement à celle de la fig. 3 et qui passe au niveau de la région des vésicules optiques, elles s'étendent dans la proximité immédiate de la corde. Nous y voyons l'œil (Oc.) et le premier trijumeau (V_1) qui passe à la face dorsale de l'œil; sur les côtés latéraux de la corde (Ch.) s'étendent les parachordalia anteriora en forme de tiges épaisses (P. ch. a.), rondes dans la coupe transversale, et reliées à la corde par un tissu mésenchymateux. Plus loin en arrière ces relations deviennent encore plus intimes et les extrémités postérieures des parachordalia anteriora (P. ch. a.) s'appliquent immédiatement à la gaîne de la corde (fig. 5). La partie des cartilages parachordaux antérieurs où ils s'appliquent à la corde peut être désignée sous le nom de plaques basales. Dans ce stade, neuf coupes de 8 μ chacune, de la série transversale sont passées à travers la partie antérieure, c'est-à-dire à travers les cornes parachordales, et 14 coupes à travers la partie postérieure, c'est-à-dire à travers la partie où les cartilages parachordaux sont soudés avec la corde (plaques basales): nous voyons que cette

partie est beaucoup plus longue que la partie antérieure (cornua parachordalia).

Ainsi l'étude de ces stades nous montre la relation étroite qui existe entre la corde dorsale et les parachordalia anteriora, cornua parachordalia. Or, puisque toute la partie antérieure du crâne neural se développe de ces éléments squelettiques, nous arrivons à cette conclusion importante que chez les Cyclostomes tout le neurocranium est un crâne axial, c'est-à-dire que ces animaux ne possèdent que la partie chordale du crâne et sont dépourvus de la partie préchordale du crâne neural.

La formation des cartilages parachordaux postérieurs du crâne qui est représentée sur les fig. 6, 7 et 8 est très intéressante. Sur la coupe transversale (fig. 6), nous apercevons de chaque côté de la corde (Ch.), précisément entre elle et la capsule auditive, une masse épaisse de mésenchyme (P. ch. p.) qui s'applique étroitement à la gaîne de la corde. Cette ébauche se place à la face dorsale des ébauches des muscles médians de la tête. En comparant la fig. 6 avec la fig. 5, nous voyons que la relation entre la position de l'ébauche que nous avons désignée par les lettres P. ch. p. (fig. 6) par rapport à la corde, est la même que celle qui existe sur la fig. 5 entre les plaques basales (P. ch. a.) et la corde dorsale. Cette masse mésenchymateuse (P. ch. p.) est assez longue et se relie dans sa partie caudale à l'extrémité dorsale du premier arc branchial. Sur la coupe transversale de la fig. 7 et frontale de la fig. 8, on voit ses rapports avec le premier arc branchial (A. br.) avec le rudiment des muscles médiaux (M. M.) et avec la corde (Ch.). Je considère cette formation (P. ch. p.) comme la première ébauche des parachordalia posteriora du crâne axial. Il se peut que cette assertion soit mise en doute, vu la liaison qui existe entre ces rudiments (P. ch. p.) et l'extrémité dorsale du premier arc branchial, et la question est de savoir s'il ne serait pas plus juste d'homodynamiser cette formation naissante (P. ch. p.) aux lames hypochordales de la corbeille branchiale de l'Ammocète et du Pétromyzon qui se développent plus tard. Mais je crois que ce doute n'est pas fondé, car toute une série de faits montrent que notre première interprétation est la vraie. Ces conformations sont de vrais parachordalia poste-

riora, c'est-à-dire des formations postérieures du crâne axial que nous pouvons comparer aux éléments du squelette axial du tronc, aux arcs neuraux dorsaux des vertèbres. Je l'affirme en m'appuyant sur les données suivantes:

1) La position de ces éléments relativement à la corde est la même que celle des plaques basales des parachordaux antérieurs et des arcs neuraux, c'est-à-dire est dorsale et diffère de la position des lames subchordales qui s'étendent sur la face ventrale de la corde.

2) Dès leur origine ces plaques parachordales s'appliquent à la face dorsale des muscles médians (M. M.); les lames subchordales, au contraire, s'étendent sur la face ventrale des muscles du tronc.

3) Quoique ces ébauches forment un continuum avec les extrémités dorsales des premiers arcs branchiaux, elles se développent pourtant in situ et se chondrifient plus tard que les arcs branchiaux. Dans un stade antérieur, qui est représenté sur la fig. 2, on aperçoit entre la corde dorsale et les myotomes, à la place des parachordaux postérieurs (comp. fig. 7, P. ch. p.) un amas de tissu mésenchyme qui se trouve en relation étroite avec le myosepte, mais qui n'est pas encore relié à l'extrémité dorsale du premier arc branchial, de sorte que le lien apparaît dans un stade postérieur. La limite est distincte entre les parachordaux postérieurs mésenchymateux et les extrémités dorsales chondrifiées des arcs branchiaux (fig. 7): de même, plus tard, pendant le processus de la chondrification, le tissu cartilagineux des parachordaux diffère en sa structure histologique de celui des arcs branchiaux.

4) La base du crâne, qui est située entre les capsules auditives, est formée par les parachordalia posteriora des Cyclostomes et correspond exactement à la base du crâne des Gnathostomes; chez ces derniers, elle dérive des formations purement axiales (parachordalia autorum). Par conséquent je crois que la liaison qui existe entre ces conformations et le premier arc branchial n'est qu'une formation secondaire; nous savons que l'existence de ces liens intimes entre les éléments du squelette viscéral (arcs branchiaux) et le squelette axial (crâne et colonne vertébrale) forme une règle générale chez les Cyclostomes.

La question du rapport des parachordalia posteriora (P. ch. p.) aux myotomes est très intéressante. Les relations entre la position des myotomes et des cartilages parachordaux, dans ce stade très jeune où les parachordalia sont encore mésenchymateuses, sont représentées sur la reconstruction fig. 9, faite d'après une série de coupes frontales. Les muscles segmentaires dorsaux du tronc se divisent dans la région postérieure de la tête en deux parties. La partie latérale passe sur la face latérale de la vésicule auditive, se dirigeant vers l'extrémité de la tête (fig. 9, M. L.), et la partie médiale passe sur la face médiale et ventrale de la capsule auditive latéralement à la corde et se dirige en avant (fig. 6, 7, 8, 9, M. M.).

Les cartilages parachordaux s'appliquent justement à cette partie médiale des muscles de la tête. A la question: quels segments ou myotomes de la tête sont en relation avec ces conformations du squelette céphalique, nous pouvons répondre que les ébauches des cartilages parachordaux s'étendent dans la région du 4e et du 5e segment mésodermique de la tête de l'Ammocète, d'après Kolzov.

Nous voyons sur la reconstruction fig. 9 que les parachordalia posteriora (Séwertzov, 1897, 1899), forment deux lames étendues le long de la corde, qui, en se dirigeant rostralement, atteignent le milieu des vésicules auditives. Elles s'étendent dans la région du quatrième (M. M_4) et cinquième (M. M_5) segment des muscles médiaux, et nous avons toutes les raisons de croire qu'elles sont dérivées des sclérotomes de ces myotomes. Au moins dans le stade précédent (fig. 2, comp. fig. 5, P. chp., M. M.) où il n'existe pas encore de liens avec le premier arc viscéral, nous trouvons à cette place une traînée de mésenchyme épais, qui donnera naissance aux parachordalia posteriora et qui, d'après sa position, correspond à un sclérotome typique. Par suite nous n'hésitons pas à attribuer les éléments du squelette dont il s'agit, c'est-à-dire les parachordalia posteriora, aux 4e et 5e segments de la tête de l'Ammocète. S'il en est ainsi, nous arrivons à cette conclusion intéressante, que tout le crâne des Cyclostomes est une formation squelettique axiale directement dérivée des segments mésodermiques; sa partie antérieure, comme nous le montrent les

recherches de Kolzov et de Filatov, est formée aux dépens des sclérotomes du premier, second et troisième segments de la tête; sa partie postérieure, comme nous l'avons dit tout à l'heure, dérive du quatrième et cinquième segment de la tête.

Je crois que ces faits sont d'une importance exceptionnelle pour la conception du crâne des Cyclostomes. Il paraît notamment que les Cyclostomes ne possèdent pas de neurocranium praeaxial, s. praechordal dans le sens ordinaire de ce mot et diffèrent en ce point de tous les autres craniotes. Pour le moment, je ne discute pas les faits et les conclusions qui en dérivent: je reviendrai encore à ces questions. Je n'admets préalablement que ce fait: tout le neurocranium des Cyclostomes est, d'après son origine, une formation axiale, ou parachordale, qui provient des sclérotomes du 1er jusqu'au 5e segment de la tête et qui est, par suite, homodyname à un certain nombre d'arcs neuraux de la région du tronc. Nous ne trouvons pas dans ce stade d'autres formations squelettiques dans la région dorsale du crâne.

Dans le stade suivant, le premier arc branchial s'est soudé au crâne axial, c'est-à-dire aux cartilages parachordaux postérieurs chondrifiés, mais les autres arcs sont encore libres dans leurs parties dorsales. Les branches épitrématiques et hypotrématiques n'atteignent pas les arcs branchiaux placés en avant d'elles, bien que leur développement soit plus avancé que dans le stade précédent. Dans la région ventrale de l'appareil branchial, tous les arcs du même côté du corps se relient entre eux par une bande hypobranchiale de tissu mésenchyme (comme aux stades précédents). Les bandes hypochordales et leurs relations avec les vaisseaux sanguins et les arcs branchiaux sont représentées sur la reconstruction fig. 10, faite d'après une série de coupes frontales. Nous voyons sur cette reconstruction les terminaisons ventrales des six premiers arcs branchiaux cartilagineux (A. br. 1—A. br. 6) et le septième arc branchial (A. br. 7), qui n'est pas encore chondrifié. En arrière de la région branchiale se trouve le cœur (H.) d'où sort l'aorte ventrale (Ao. v.), qui se divise bientôt en deux branches (Ao. v′, Ao. v″.).

L'aorte indivisée et les branches Ao.v′ et Ao. v″. envoient le long de chaque arc (excepté le dernier) une artère branchiale correspondant à cet arc (Art. b_1—Art. b_6). Le cœur et l'aorte ventrale sont situés à la face médiale et dorsale du squelette branchial. Notons qu'il y a en ceci une différence fondamentale entre les Cyclostomes et les Gnathostomes, dont le cœur, l'aorte et les vaisseaux branchiaux sont à la face ventrale et latérale du squelette branchial. Les terminaisons ventrales de tous les arcs branchiaux (A. br. 1—A. br. 7) du même côté du corps sont reliées réciproquement à l'aide d'une bande de mésenchyme épais (Cv_1—Cv_6), et les extrémités cartilagineuses ventrales des arcs se distinguent facilement de ce mésenchyme.

La comparaison des fig. 1 et fig. 10 nous montre clairement la position des bandes hypobranchiales longitudinales (commissures ventrales) de la corbeille branchiale de la lamproie et leurs relations avec les vaisseaux sanguins, et je ne m'arrête pas à la description de ces parties.

Le stade suivant du développement du squelette de l'Ammocoete est représenté sur la reconstruction fig. 15 (Pl. IV) faite d'après une série de coupes sagittales. On voit sur la fig. 15 la position du cerveau (C_1, C_2, C_3) de l'organe olfactif (N.) et de l'hypophyse (Hp.) des yeux (Oc.), de la vésicule auditive (Au.) et des nerfs cérébraux (V_1, V_2, VII, IX, X). Je ne m'arrête pas à la description de ces organes. Les cartilages parachordaux antérieurs (fig. 15 P. ch. a + C. p. ch.), trabeculae cranii des auteurs, se sont considérablement allongées et les cornes parachordales embrassent le cerveau (C_2 et C_1) de deux côtés; elles atteignent la partie rostrale de la tête, dépassant l'extrémité antérieure de la corde. Dans le stade précédent, les parties postérieures des cartilages parachordaux antérieurs atteignaient les vésicules auditives; maintenant (P. ch. a.) elles s'introduisent entre les vésicules auditives. D'autre part, on remarque une formation intéressante sur les plaques parachordales; il se forme une apophyse latérale (M. B., fig. 15). Cette apophyse se trouve entre le ganglion du second trijumeau (V_2) et le ganglion du nerf facial (VII), Elle se forme en connexion avec les plaques parachordales antérieures, mais se distingue d'elles par sa structure histologique: les plaques para-

chordales sont cartilagineuses, tandis que l'apophyse en question consiste en tissu mésenchymateux. Cette apophyse se chondrifie et forme la partie proximale du cartilage „styloïde" des auteurs anglais. Elle a été désignée, comme nous l'avons vu dans le chapitre premier de ce travail, comme la première ébauche de l'arc hyoïdien, et nous trouvons cette homologie dans les traités d'anatomie comparée les plus répandus (Gegenbaur 1898, Widersheim 1906, Kingsley 1912). Je ne crois pas que cette homologisation soit juste. Je considère aussi cette tige mésenchymateuse (M. B. fig. 15) et la partie du squelette qui en dérive comme un arc viscéral, ou plus exactement comme la partie dorsale d'un tel arc, mais en raison de sa position et de ses rapports avec les nerfs V_2 et VII, je ne puis pas admettre son homologie avec l'arc hyoïdien des Gnathostomes ni avec la partie ptérygoïde (Parker) de l'arc mandibulaire. Il est intéressant d'examiner de plus près l'apparition et le développement de la conformation en question (M. B.).

La fig. 13 représente une coupe frontale à travers la tête de l'Ammocète dans un stade où le premier rudiment de la future apophyse M. B. vient d'apparaître. Nous voyons la corde (Ch.), les cornes parachordales (C. pch.) et les parachordalia anteriora du côté gauche, qui s'appliquent à la corde. Ces parties du squelette céphalique sont déjà parfaitement chondrifiées. Un peu plus loin dans la direction caudale se trouvent les vésicules auditives (Au.) et les ganglions des nerfs facial (V_2) et acoustique (VII) *).

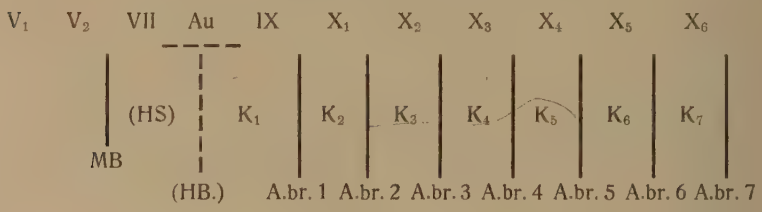
A la face rostrale du ganglion du nerf facial (V_2) apparaît la première ébauche mésenchymateuse de la partie proximale du cartilage styloïde (M. B.). Nous voyons dans ce stade que cette ébauche M. B., bien qu'elle se développe en connexion avec le squelette axial du crâne, c'est-à-dire avec les parachordalia anteriora, s'en distingue pourtant histologiquement, étant formée entièrement par le tissu mésenchyme. C'est donc, non pas une apophyse des parachordalia en voie de chondrification

*) Les notations sur la fig. 13 sont erronées: au lieu de V_2 il faut VII, au lieu de VII, VIII (acoustique).

graduelle, mais bien la première ébauche d'un arc viscéral soudé au crâne dont la chondrification diffère essentiellement de celle de parachordalia anteriora. Un certain parallélisme existe en ce point entre les relations de ce rudiment d'un arc viscéral (M. B.) avec les plaques parachordales, et la relation entre les cartilages parachordaux postérieurs et le premier arc branchial: ces derniers se forment aussi en connexion, mais se chondrifient à des époques différentes; seulement la succession de la chondrification se produit dans le sens inverse. De même que dans ce dernier cas, nous pouvons admettre qu'il se présente deux formations primairement indépendantes l'une de l'autre (l'arc viscéral et le squelette axial), mais qui n'apparaissent plus séparément et conservent les dernières traces de leur indépendance antérieure seulement dans le caractère de leur chondrification. Or, si cette conformation est considérée comme la partie dorsale d'un arc viscéral, nous sommes en devoir de nous demander à quel arc viscéral des Gnathostomes il pourrait correspondre? *).

Comme je l'ai déjà signalé, les auteurs précédents homologisaient cet arc à l'arc hyoïdien. Parker compare ce cartilage chez l'Ammocète à l'ébauche du ptérygoïde, mais il nomme la partie distale de cette conformation chez l'animal adulte, (le „styloid cartilage"), épi- et cératohyale, c'est-à-dire qu'il les homologise avec des parties de l'arc hyoïdien. Je crois que la situation de cette conformation contredit ces opinions d'une manière décisive. Nous voyons sur les fig. 15 et 13 que cette conformation, dès son apparition, se trouve à la face rostrale du ganglion du nerf facial; immédiatement en avant d'elle se trouve le ganglion du second trijumeau. Nous avons déjà vu (fig. 18, 19 et 1) que chez l'Ammocète, chaque arc branchial se trouve entre deux ganglions, ce que nous pouvons représenter par le schéma qui suit:

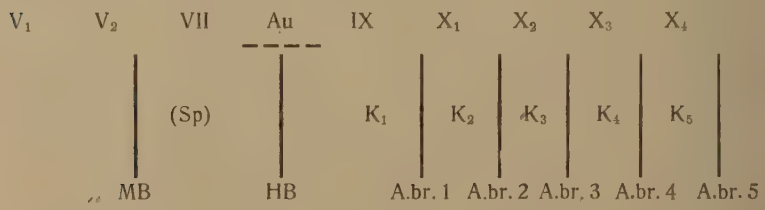
*) Comme je l'ai fait remarquer plus haut, j'admets, d'après les relations qui existent entre les ébauches des muscles, des nerfs et arcs viscéraux, qu'il existe une homologie générale entre les arcs viscéraux des Gnathostomes et des Cyclostomes.



B.

V_1, n. trigeminus I; V_2, n. trigeminus II; VII n. facialis; IX, n. glossopharyngeus; X_1 ... X_6, gangl. branchiales n. vagi; A. br, 1 ... A. br. 7, 1^{er} ... 7^{e} arcs branchiaux; Sp., fente spiraculaire; K_1 ... K_7, 1^{re} ... 7^{e} fentes branchiales; MB., partie dorsale du deuxième arc prébranchial (arc mandibulaire des Gnathostomes); H., premier arc prébranchial (arc hyoïde des Gnathostomes non encore développé dans le stade en question).

Nous savons que chez les Sélaciens le premier arc branchial se trouve entre le nerf glossopharyngien et le premier tronc branchial du nerf vague, et que le long de cet arc passent le r. postrematicus glossopharyngiens et le r. praetrematicus n. vagi. L'arc hyoïdien chez les Sélaciens se trouve entre le nerf glossopharyngien et le nerf facial, il est innervé par le r. postrematicus facialis s. truncus hyomandibularis et le r. praetrematicus glossopharyngei: l'arc hyoïdien se trouvant à la face caudale du nerf facial, il est parfaitement impossible que l'arc en question (M. B., fig. 15) puisse lui correspondre. Quant à l'arc des Cyclostomes qui devrait correspondre à l'arc hyoïdien des Poissons, c'est-à-dire à l'arc se trouvant entre le nerf facial et le nerf glossopharyngien, nous ne le trouvons guère dans ce stade: il se développe à un stade beaucoup plus avancé.



C.

M. B., arc mandibulaire; H., arc hyoïdien. Les autres notations comme dans le tab. B.

L'arc mandibulaire (palatoquadratum + cartilage dit de Meckel) des Gnathostomes est placé entre le facial (caudalement) et le trijumeau (rostralement); vers lui se dirigent, comme je l'ai démontré récemment, le r. postrematicus trigemini (r. mandibularis) et le r. praetrematicus internus facialis. La partie dorsale de l'arc M. B. des lamproies occupe tout à fait la même situation, et nous pouvons définitivement l'homologiser à la partie dorsale à l'arc mandibulaire des Gnathostomes et rejeter les opinions antérieures qui la considéraient comme l'homologue de l'arc hyoïdien.

Mais en affirmant cette homologie, je dois stipuler expressément que mes vues diffèrent notamment de celles de W. K. Parker: il est vrai que j'arrive comme lui à la conclusion que le rudiment M. B. de l'Ammocète correspond à un arc viscéral situé entre les nerfs VII et V_2, mais je n'admets en aucune façon que chez les ancêtres des Cyclostomes cet arc fût différencié comme chez les Gnathostomes, c'est-à-dire qu'il fût subdivisé en un cartilage palatocarré (palatoptérygoïde) et un cartilage de Meckel. Nous n'avons aucune preuve que ces divisions, si caractéristiques, pour l'arc mandibulaire des Gnathostomes, fussent développées chez les ancêtres des Cyclostomes: j'admets donc que l'arc M. B. s'est développé non d'un arc mandibulaire spécialisé du type des Gnathostomes (W. K. Parker et autres), mais d'un arc indivisé, du type des Cyclostomes. Dans la suite nous aurons à revenir sur cette question.

Dans ce stade, les parachordalia posteriora (P. ch. p., fig. 15) sont devenues cartilagineuses et atteignent presque les plaques parachordales des parachordalia anteriora. En arrière elles sont reliées avec les extrémités dorsales de la première paire d'arcs branchiaux (A. br_1). En ce qui concerne les arcs branchiaux, ils ont subi des modifications considérables en comparaison avec le stade ci-dessus décrit. Auparavant (fig. 1) les extrémités dorsales des arcs branchiaux s'incurvaient médialement et rostralement; maintenant leur forme a changé: la partie dorsale de chaque arc branchial à l'exception du premier, a pris la forme d'un T. Sur la fig. 11, qui représente une coupe frontale au niveau de l'extrémité dorsale du second arc branchial (A. br_2.), nous trouvons le commencement du

développement de cette conformation, nous voyons que l'extrémité dorsale de l'arc se recourbe rostralement; plus tard cette extrémité dorsale de l'arc formera l'apophyse antérieure du T (processus subchordalis anterior — S. ch. a. fig. 15). D'autre part, une apophyse se dirigeant en arrière commence à se former aux dépens du cartilage de l'arc (fig. 11, P_2); c'est la première ébauche de l'apophyse subchordale postérieure de la partie dorsale de l'arc branchial. Il est d'un certain intérêt que dans ce stade les terminaisons dorsales de l'arc branchial se trouvent dans un certain éloignement de la corde. Il en est de même dans le stade représenté sur la fig. 15, où les extrémités dorsales du second arc branchial (A. br. 2) se sont rapprochées de la corde.

Les ébauches des commissures épitrématique et hypotrématique se sont formées sur les six premiers arcs branchiaux: ce sont des apophyses cartilagineuses superficielles qui s'étendent au-dessus (P. ept_2 — P. ept_6) et au-dessous (P. hpt_2 — P. hpt_6) des fentes branchiales qui leur correspondent. Dans ce stade elles ne sont pas encore reliées aux arcs branchiaux qui se trouvent à leur face rostrale. Je ne m'arrête pas sur la description de leur forme et de leurs dimensions, qu'on voit distinctement sur la fig. 15.

Dans le stade représenté sur la fig. 1, les deux apophyses du premier arc branchial se terminaient librement (P. ept_1, Ph. pt_1). Dans le stade actuel ils se réunissent en avant de la première fente branchiale (+, fig. 15) en formant une sorte d'anse cartilagineuse autour de cette dernière (fig. 15, P. ept_1 + P. hpt_1). Dans le stade précédent les liens ventraux entre les arcs branchiaux étaient encore en tissu mésenchyme; maintenant ils sont devenus cartilagineux (fig. 15, Cv_1 — Cv_6). De même le dernier arc branchial est aussi en cartilage; sa partie dorsale est reliée à l'apophyse postérieure subchordale (P.) du sixième arc par une épaisse bande de mésenchyme.

Nous trouvons un stade du développement plus avancé sur la fig. 14 qui représente la reconstruction d'un Ammocète de 41 jours faite d'après une série de coupes sagittales. Les changements qui se sont produits ne sont pas très considérables.

Dans le stade représenté sur la fig. 15, les cartilages parachordaux antérieurs et postérieurs (P. ch. a., P. ch. p.) se

rapprochent déjà l'un de l'autre; dans le stade qui nous occupe à présent (fig. 14), ils se sont soudés et forment la base du crâne.

Chacun de ces cartilages parachordaux est placé à la face médiale des vésicules auditives (Au.) et à la face latérale de la corde (Ch.); en avant ils se prolongent formant des cornes parachordales (C. p. ch.), en arrière ils sont soudés aux premiers arcs branchiaux (A. br. 1). Les cornes parachordales ont considérablement grandi et contournent la partie antérieure du cerveau, mais leurs extrémités antérieures ne sont pas encore soudées ensemble. L'apophyse M. B., que nous avons décrite dans le stade précédent et qui dans ce stade, est déjà parfaitement chondrifiée, a la forme d'une baguette squelettique.

Dans ce stade assez avancé où le squelette axial de la tête s'est déjà parfaitement formé et où il ne diffère que très peu de celui d'un Ammocète entièrement développé, on ne distingue encore aucune trace des capsules cartilagineuses des organes des sens supérieurs, notamment de celui de l'ouïe et de l'odorat. Si nous considérons que chez les Gnathostomes ces conformations, et, en particulier, la capsule auditive apparaissent relativement très tôt, nous devons convenir que chez l'Ammocète elles apparaissent à un stade extrêmement avancé. Je ne discute pas pour le moment la question s'il faut considérer l'apparition tardive des capsules auditives comme un phénomène secondairement acquis ou elle s'explique par le fait que les capsules squelettiques des organes des sens supérieurs se sont développées chez les Cyclostomes dans un stade tardif de la philogénèse.

Les parties dorsales bifurquées en forme de ⊤ des arcs branchiaux (Sch. a. et P, fig. 14) se développent progressivement et se relient réciproquement par l'intermédiaire d'une bande mésenchymateuse qui n'est autre chose que la première ébauche des lames subchordales: le second arc est relié avec le troisième, le troisième avec le quatrième, etc. Il n'y a pas encore de connexion entre le premier et le second arc. Donc nous avons chez l'Ammocète à ce stade une corbeille branchiale où les arcs branchiaux sont réunis réciproquement sur la face dorsale par des liens hypochordaux et sur la face ventrale par des liens ventraux. Les liens épi-et hypotréma-

tiques n'existent pas encore, quoique les apophyses qui leur correspondent se soient formées déjà depuis longtemps.

Des changements très intéressants sont survenus dans le stade suivant, représenté sur la fig. 20, qui nous montre une reconstruction de la tête d'un Ammocète de 45 jours, faite d'après une série de coupes sagittales. Nous voyons sur cette reconstruction le système nerveux, la musculature et le squelette de la tête: ici nous nous bornerons à la description du squelette viscéral, qui seul présente des changements intéressants. Sur la fig. 20, nous voyons les trois premiers arcs branchiaux, avec les apophyses épitrématiques et hypotrématiques et les commissures hypochordales et ventrales ci-dessus décrites. La comparaison de la fig. 20 avec la fig. 14 montre au lecteur qu'il n'y a pas eu de grands changements dans ces parties. Entre le nerf trijumeau II (V_2) et le nerf facial (VII) on voit l'apophyse M. B, qui a la même position que dans les stades précédents. En avant du premier arc branchial (A. br. 1), dans la région viscérale de la tête, on voit (fig. 20) les ébauches des parties du squelette qui n'étaient pas développées dans les stades ci-dessus décrits. Sous la partie antérieure de la vésicule auditive (fig. 20, Au.), dans la région du nerf facial (VII), se trouve une ébauche de squelette, formée de tissu mésenchyme épais que nous désignons par les lettres H. B.: cette ébauche a la forme d'un arc peu courbé, placé verticalement assez près de la surface du corps (fig. 20); sa surface convexe est dirigée latéralement et rostralement. Par sa forme et sa situation, cette conformation rappelle un arc branchial embryonnaire de la lamproie à un stade très peu avancé de son développement (fig. 18 et 1, A. br. 2, A. br. 3...), avec la différence qu'il est plus gros que les arcs branchiaux. La distance entre cet arc HB, et le premier arc branchial (A. br. 1) est la même qu'entre le premier arc et le second, le second et le troisième, etc.

En avant de l'ébauche HB, on voit une autre ébauche qui, comme la précédente, est formée d'un mésenchyme épais (fig. 20, MB^1). Cette ébauche MB^1 est située dans la partie latérale du velum, très près de l'ébauche HB', immédiatement sous l'apophyse MB, et a aussi la forme d'un arc, le long duquel passe le r. mandibularis trigemini II medialis (r. md. m.); cette ébauche est située dans la région du second segment

de la musculature viscérale prébranchiale *). En ce qui concerne l'ébauche MB¹, notons (fig. 20, MB¹) qu'elle est relativement plus courte et plus épaisse que les arcs viscéraux (fig. 18), et que l'ébauche HB' (Fig. 20). Finalement, encore plus loin en avant, est située une troisième ébauche mésenchymateuse (fig. 20, Pr. m₁'), dont la situation et la forme sont semblables aux deux ébauches précédentes: c'est un bâtonnet court et épais, faiblement courbé. On voit (fig. 20) qu'il y a un nerf, le r. maxillaris trigemini II (r. mx. V), et un segment de la musculature viscérale qui correspondent à cette ébauche.

Je ne m'arrêterai pas à la détermination du caractère morphologique des trois ébauches ci-dessus décrites, il sera plus commode de le faire après la description d'un stade beaucoup plus avancé (représenté sur la fig. 16, Pl. V), où ces ébauches sont plus développées. Il suffit quant à présent de constater que, dans le stade que nous venons de décrire, nous trouvons les premières ébauches de trois nouveaux éléments du squelette de la région viscérale, c'est-à-dire des arcs HB¹, MB¹, et Pr. m₁; ces trois arcs ont une forme et une position analogue: ils sont situés dans la région viscérale antérieure de la tête, des deux côtés du canal digestif, et, d'après leurs relations avec les nerfs et les muscles de la tête, nous pouvons affirmer que nous sommes en présence de formations métamériques de la région viscérale. Plus loin nous discuterons en détail la morphologie des arcs HB, MB¹, et Pr. m¹, mais déjà dans ce stade nous voyons d'après leur caractère que nous avons devant nous des éléments du squelette viscéral, autrement dit trois arcs viscéraux de la partie antérieure de la tête. Notons que, dès le commencement de leur développement, ce sont des formations squelettiques parfaitement indépendantes, qui ne sont pas liées, ni les unes avec les autres, ni avec d'autres parties du squelette axial ou viscéral. Les connexions de ces arcs avec les parties voisines (qui, comme nous allons le voir, sont assez compliquées) sont des formations secondaires.

*) Je discuterai les relations entre ces parties du squelette et la musculature viscérale de la tête dans le chapitre consacré aux muscles: je me contente de mentionner ici l'existence de ces relations.

Avant d'aller plus loin, nous devons nous arrêter sur la question de la nomenclature et spécialement sur la question de la dénomination des arcs viscéraux appartenant à la partie antérieure de la tête, c'est-à-dire des arcs qui s'étendent en avant de la première fente branchiale de l'Ammocète et de la lamproie adulte. Dans mes communications préliminaires (1911 et 1913), j'ai désigné ces arcs de la lamproie d'après leurs homologies comme „arc hyoïdien", „mandibulaire", etc. Il est pourtant évident que, malgré l'homologie qui existe entre les formations en question chez les Cyclostomes et les Gnathostomes, ces dénominations sont très peu appropriées, car il est extrêmement désirable de ne pas transporter aux formations indifférentes des formes inférieures des dénominations données aux parties spécialisées des animaux supérieurs.

En ce qui concerne les arcs en question, les termes „mandibulaire", „maxillaire", „hyomandibulaire", etc. sont doublement incommodes, vu qu'ils supposent l'admission de l'hypothèse (comme nous le verrons plus tard, très peu fondée) de la descendance des Cyclostomes des Gnathostomes. D'autre part, il n'est pas facile de trouver des termes nouveaux pour les formations dont il s'agit. Peut-être le plus rationnel serait de désigner les arcs viscéraux d'après leurs nerfs, par exemple „l'arc du nerf facial", etc., mais la chose est difficilement réalisable, car, comme nous le verrons, les arcs antérieurs ne possèdent pas de nerfs différenciés propres. En tenant compte de toutes ces difficultés, je me suis arrêté à la terminologie suivante. Nous savons que chez les Pétromyzontes et chez les Gnathostomes la fente branchiale antérieure qui a conservé sa fonction et l'arc branchial antérieur typique sont précisément la fente et l'arc qui se trouvent dans la région du nerf glossopharyngien (IX), en sorte que le terme „première fente viscérale" a un sens parfaitement défini. Lorsque chez les Gnathostomes l'on désigne une fente branchiale située en avant de cette fente, on ne la nomme pas „branchiale", mais hyoïdienne ou „spiraculaire", „préspiraculaire", etc. Tenant compte de cela, je propose de désigner les arcs, les fentes, les muscles viscéraux, etc. de la région antérieure de la tête, par le terme „prébranchial", (fentes prébranchiales, muscles prébranchiaux, arcs prébranchiaux, etc.) et de les

désigner plus spécialement par des chiffres en comptant d'arrière en avant et en commençant par le premier arc et la première fente branchiale. Ainsi chez les Gnathostomes, par exemple, l'arc hyoïdien serait le „premier arc prébranchial"; l'arc mandibulaire serait le „second arc prébranchial", et ainsi de suite. On pourrait objecter contre cette nomenclature qu'il est très probable que les arcs prébranchiaux chez les ancêtres des Vertébrés étaient des arcs branchiaux typiques, et cette objection serait certainement fondée: le terme „prébranchial" peut être appliqué seulement aux vertébrés chez lesquels la partie antérieure de l'appareil viscéral a perdu sa fonction branchiale.

Je passe à la description du stade suivant, qui est représenté par des Ammocètes entièrement développés de 6 à 8 cm. de longueur. La partie antérieure du squelette et le système nerveux d'un tel Ammocète sont représentés sur la reconstruction de la fig. 16, faite d'après une série de coupes sagittales. Cette reconstruction est complétée par celle de la fig. 12, faite d'après une série de coupes frontales, et en second lieu par les coupes frontales des fig. 1—5 dans le texte. D'après la reconstruction fig. 16, le cerveau a atteint le développement déjà typique pour l'Ammocète. Sur sa face dorsale on aperçoit distinctement les pl. choryoidei et les deux épiphyses (Ep_1, Epr_2). Les nerfs se sont parfaitement formés aussi et je n'ai rien à ajouter sous ce rapport à la belle description de Johnston. Bien que je considère les nerfs comme ayant une valeur essentielle pour l'homologisation des éléments du squelette viscéral, je n'ai pas représenté tous les nerfs cérébraux pour ne pas encombrer la reconstruction de détails: je n'ai figuré que les troncs nerveux, importants au point de vue théorique. Ainsi nous voyons sur la fig. 16 le nerf trijumeau I, donnant naissance au rameau ophtalmique (V_1, Oph.) qui passe à la face dorsale de l'œil (Oc.), le trijumeau II (V_2) avec ses branches, savoir le rameau maxillaire (V_2, r. mx V) et le rameau mandibulaire médial (fig. 16, 17, 18, V_2, r. md. m. V) et latéral (fig. 17, 18, V_2, r. md. l. V.) *). Du ganglion facial (VII), partent: la branche buccale (r. buc. VII),

*) Ces dénominations expriment l'homologie de ces nerfs avec les nerfs correspondants des Gnathostomes. Elles sont inexactes parce que chez les Cyclostomes (comme chez leurs ancêtres) les arcs viscéraux d'après lesquels ces nerfs sont nommés n'ont pas la fonction de mâchoires, d'arc hyoïde, etc.

la commissure du nerf vague (VII–X), et la branche hyomandibulaire (VII r. hyom.).

En comparaison avec le stade précédent, le développement du squelette s'est considérablement avancé et nous voyons toute une série de nouvelles formations, dont une partie est formée par un tissu cartilagineux absolument semblable au cartilage ordinaire, mais dont certaines parties sont représentées par un cartilage muqueux. Ce dernier est indiqué sur la figure 16 par la couleur bleue, tandis que le cartilage ordinaire est représenté partout par la couleur lilas. Nous voyons sur la reconstruction la corde dorsale (Ch.) et ses relations avec le squelette axial et viscéral. Les cartilages parachordaux (antérieurs et postérieurs) ont fortement grandi en comparaison avec le stade précédent (fig. 14, 20): en arrière ils se relient aux premiers arcs branchiaux (A. br 1.); sur les côtés latéraux, aux capsules auditives (C. aud.), parfaitement développées. Les extrémités antérieures des cornes parachordales (C. p. ch., fig. 16, 12) se sont soudées ensemble (fig. 12 ┼┼) et forment une anse en avant du cerveau (C_1) et de l'hypophyse.

Les capsules auditives sont assez grandes et ont une forme ovoïde (c. aud., fig. 16, 12). Chaque capsule auditive est perforée sur sa face médiale par une petite fente (fig. 12) par laquelle le nerf acoustique entre dans la capsule. A la face ventrale de cet orifice la base de la capsule auditive (fig. 12) est soudée à la base du crâne: ce lien entre la capsule auditive et le cartilage parachordal est très mince et les capsules auditives chez l'Ammocète ne sont pas, pour ainsi dire, incorporées dans le squelette axial du crâne comme chez les Gnathostomes. Nous savons que, chez les Sélaciens et les Téléostéens adultes, les capsules auditives deviennent des parties intégrantes du crâne axial. Leurs premiers rudiments chez les embryons de ces Poissons se présentent encore comme des conformations indépendantes, mais ils se soudent complètement au squelette axial au courant de leur vie d'ontogénèse. Cette indépendance relative des capsules auditives chez l'Ammocète et le Pétromyzon adulte doit être considérée comme un caractère primitif.

Nous avons dit que les cornes parachordales (fig. 12, c. p. ch.) se réunissent à la face rostrale du cerveau, formant

en avant une anse (++). Un peu plus loin, en avant de cette anse, se trouve la capsule olfactive cartilagineuse, qui est (de même que la capsule auditive) une formation nouvelle relativement au stade précédent. La fig. 16 représente cette capsule du côté latéral et la fig. 12, du côté dorsal (Nk^1 et Nk^1). En ce qui concerne la capsule olfactive (Nk^1, Nk^1, fig. 12), je dois remarquer que, bien qu'on la considère ordinairement comme une formation impaire, elle présente pourtant un aspect particulier, étant formée par deux grandes plaques concaves qui embrassent le sac dit nasal (en réalité ce sac est un sac nasohypophysaire) sur ses deux côtés. Ces deux plaques sont reliées sur leurs côtés dorsaux par l'intermédiaire d'une mince bande de cartilage (fig. 12 Nk^1). Malheureusement je n'ai pas pu suivre le développement de cette capsule nasale, les stades intermédiaires me faisant défaut. Si les recherches sur les premiers stades de la formation des capsules olfactives pouvaient constater le fait de l'indépendance première de ces plaques, je crois que ce fait prouverait la parité primordiale du squelette nasal, c'est-à-dire de tout l'organe olfactif. La conformation du squelette nasal (Nk^1, Nk_1, fig. 12) semble plutôt confirmer l'opinion que ce squelette était primitivement une conformation paire. Il est vrai que A. Schalk (1913), qui a étudié le développement du squelette nasal, affirme qu'il apparaît comme une conformation impaire qui aurait la forme d'un U. Il serait à savoir s'il a eu à sa disposition un stade suffisamment jeune et si le commencement de la chondrification n'apparaîtrait pas dans les branches de l'U, ce qui ne me semble pas impossible.

La situation et la forme du sac nasohypophysaire de ce stade qui sont représentées sur la fig. 12 d'après une coupe frontale ne sont pas dépourvues d'un certain intérêt. Dans le stade précédent, la partie olfactive du sac nasohypophysaire était encore impaire: dans le stade beaucoup plus avancé que nous décrivons, le tube d'entrée et le canal de l'hypophyse qui s'ouvrent dans la cavité du sac olfactif restent impairs, mais l'organe olfactif proprement dit est pair: nous voyons sur la coupe frontale deux sacs olfactifs (fig. 12), séparés par une cloison (N). Nous remarquons que les parois de ces deux sacs olfactifs sont recouvertes sur leur face interne de hautes cellules de l'épithélium olfactif, et la cloison d'épithélium cylindrique bas. Nous

avons donc devant nous deux fossettes olfactives séparées par une cloison et une traînée d'épithelium non olfactif.

Je pense qu'on doit convenir que ces faits appuient l'idée, que l'organe olfactif des Cyclostomes était primairement pair; la conformation du squelette nasal, qui est impair, mais dont la structure conserve les traces d'une duplicité primaire, est en parfaite concordance avec ces faits. Pour en finir avec le squelette nasal, notons qu'il est parfaitement indépendant: il n'y a pas de soudure entre lui et les autres parties du crâne de l'Ammocète.

Sur la fig. 16 et 12, on voit l'apophyse MB qui forme une partie intégrale du crâne axial, mais qui appartient, comme nous l'avons vu, au squelette viscéral.

Laissant de côté les autres parties du squelette viscéral, je m'arrête d'abord sur la description du squelette branchial proprement dit, constitué de cartilage ordinaire (non muqueux).

Les premiers arcs branchiaux sont représentés sur la fig. 16: nous voyons le premier (A. br. 1), le second (A. br. 2) et le troisième (A. br. 3) arc branchial. Le premier arc branchial (A. br. 1), par sa forme et son caractère général, ressemble beaucoup à celui du stade précédent (fig. 20). Le développement des autres arcs branchiaux est plus avancé que dans les stades représentés sur les figures 14 et 20. Comme dans les stades précédents, chaque arc branchial forme des commissures subchordales et ventrales (fig. 16, C. s ch_2, C. s ch_3... Cv_1, Cv_2, Cv_3...), mais en outre il possède maintenant des commissures hypotrématiques; cela veut dire que chaque processus hypotrématique (P. hpt_1, P. hpt_2...) des stades précédents (fig. 14 et 20) s'allonge en grandissant et se soude à l'arc branchial, situé à sa face rostrale (fig. 15, C. hpt_2, C. hpt_3, C. hpt_4).

On sait que, dans la corbeille branchiale du Pétromyzon adulte, à la face dorsale des commissures épitrématiques sont formées les apophyses dorsales antérieures et postérieures (fig. 17, ad. et pd.), et à la face ventrale des commissures ou bandes longitudinales hypotrématiques les apophyses ventrales antérieures et postérieures (fig. 17, av. et pv.). Dans le stade en question, les apophyses ventrales antérieures (fig. 16 av. av.) commencent à se former. Les apophyses épitrématiques des arcs (fig. 14, P. ept_2, P. ept_3...) ne sont pas encore réunies à

l'arc branchial, qui s'étend à leur face rostrale. Les relations qui existent entre la position des nerfs et des arcs branchiaux sont très claires sur la reconstruction fig. 16. Le nerf glossopharyngien (IX br.) longe sa face rostralement au premier arc branchial (A. br_1). La première, seconde, etc. branches du nerf vague (X br_1, X br_2) en font de même, relativement aux second, troisième, etc. arcs branchiaux.

Je passe maintenant à la description des parties du squelette de la tête de l'Ammocète, formées par le cartilage muqueux ci-dessus mentionné (sur la fig. 15 il est désigné par une teinte bleue). L'histologie du cartilage muqueux a été étudiée en 1896 par I. Schaffer, qui décrivit en même temps les conformations du crâne de l'Ammocète. Mais Schaffer ne donne pas de reconstructions et ne s'arrête pas sur le rapport entre les éléments du squelette viscéral de la partie antérieure de la tête et les systèmes nerveux et musculaire, et ne détermine pas la valeur morphologique des parties du squelette de la tête des Cyclostomes.

En combinant la reconstruction fig. 16 avec les coupes frontales (fig. 1—6 dans le texte), il n'est pas difficile de se représenter la forme et les relations des parties du squelette et des autres organes de cette région, et de retrouver les ébauches décrites dans le stade précédent.

Nous voyons sur la reconstruction fig. 16 une grande plaque ventro-latérale (C. V. l.) munie de différents prolongements et apophyses. Caudalement la partie ventrale de cette plaque (C. V. l. fig. 16) se réunit à la partie ventrale du premier arc branchial (A. br_1., fig. 16); en avant, la plaque se replie en faisant le tour de toute la région ventrale de la tête pour atteindre la bouche (M). Dans la région des capsules auditives (C. aud., fig. 16), la partie dorsale de cette plaque ventro-latérale en cartilage muqueux (C. V. l.) forme une apophyse (fig. 16. de + a*) qui se dirige dorsalement et se bifurque bientôt en formant deux apophyses secondaires qui se prolongent à la face ventrale des capsules auditives: l'apophyse rostrale (C. ept. H′) et caudale (H. B″). L'apophyse rostrale (C. ept. H^1) se soude à l'apophyse MB, et l'apophyse caudale (HB″) se joint à la partie dorsale du premier arc branchial (fig. 16, A. br. 2). L'apophyse en question (fig. 16 + *)

se prolonge dans la direction ventrale en formant sur la face médiale de la plaque ventrolatérale (C. V. l.) une épaisse crête cartilagineuse (fig. 16, HB′). On peut dire que cette crête HB′, son prolongement direct (l'apophyse ?*) et l'apophyse postérieure HB″ forment ensemble un seul arc, que nous désignerons arc HB″+HB′.

A la face médiale de cette apophyse, passe le rameau hyomandibulaire du nerf facial (r. hyom. VII, fig. 16), qui se trouve dans les mêmes rapports avec la crête (et l'arc) HB″+HB′, que le nerf glossopharyngien (IX br.) et les rameaux branchiaux du nerf vague (X. br.$_1$, X. br.$_2$, etc. fig. 16) avec le premier (A. br. 1), le second (A. br. 2, Fig. 16), etc., arcs branchiaux.

Malgré les changements survenus pendant l'intervalle entre les stades fig. 20 et fig. 16, il n'est pas difficile de constater l'homologie qui existe entre la crête ou l'arc HB″+HB (fig. 16) et l'arc HB′ du stade précédent. L'arc HB″+HB′ occupe la même position relativement à l'oreille (comp. HB″+HB′ C. aud. et HB′, Au, fig. 20); il y a les mêmes relations entre le nerf facial (VII, fig. 20 et r. hyom. VII, fig. 16) et l'arc HB′ (fig. 20) et la formation HB″+HB′ (fig. 15). Les relations de HB′ (fig. 15) et de HB″+HB′, avec les autres organes de cette région, par exemple avec le premier sac branchial, sont les mêmes. Nous pouvons donc conclure que l'arc HB′ du stade précédent s'est transformé en la formation HB′+HB″ et C. ept. H^1. Au cours du développement il a subi les changements suivants: 1. D'abord il s'est soudé dans sa partie inférieure avec la plaque ventrolatérale qui s'est développée sur sa face externe; 2. sa partie dorsale s'est développée et a formé l'apophyse postérieure HB″, qui de son côté s'est soudée avec le premier arc branchial; 3. il s'est développé une apophyse antérieure (C. ept. H″), qui a relié cet arc (HB″+HB′) avec l'apophyse MB.

Ayant admis que la formation HB′+HB″ s'est développée (stade fig. 16) de l'arc HB′ (stade fig. 20) que nous considérons comme un arc viscéral, nous avons à résoudre le problème de sa signification morphologique. Nous reviendrons à cette question un peu plus tard, lorsque nous aurons terminé la description des formations de la partie antérieure de la tête

d'un Ammocète développé. En avant de l'arc HB′ se trouve une paire de formations squelettiques, dont il n'est pas difficile de déterminer la correspondance avec les ébauches du squelette du stade précédent (fig. 20). Nous voyons sur la fig. 16, un peu en avant de l'arc HB″ + HB′, une paire d'arcs viscéraux (MB′) étendus sur la face médiale de la plaque ventro-latérale (C. V. l.) dans la base du velum. Chaque arc est formé par le cartilage muqueux; sa partie convexe est dirigée en avant et à l'extérieur. Médialement de cet arc (MB′) passe le rameau mandibulaire médial du second trijumeau (fig. 16. r. md. m. V), qui longe cet arc de la même manière que les nerfs branchiaux des arcs branchiaux typiques. La partie majeure de cet arc est parfaitement libre et seulement dans sa partie ventrale il se relie avec la plaque ventro-latérale.

En comparant la fig. 16 avec la fig. 20, il est très aisé de déterminer la correspondance entre la formation $MB^{1\prime}$ du stade de fig. 16 et l'arc $MB^{1\prime}$ de la fig. 20: la position, la forme et les rapports aux parties voisines sont tellement typiques qu'il n'y a aucun doute que l'arc $MB^{1\prime}$ en cartilage muqueux du stade de la fig. 16 ne provienne de l'arc $MB^{1\prime}$ du stade précédent (fig. 20).

En avant de la région de l'arc MB′, dans la partie la plus antérieure de la plaque ventro-latérale nous voyons encore un prolongement dorsal du bord supérieur de cette plaque (fig. 16, Pr. m'_1). Cette apophyse se dirige dorsalement et quelque peu en avant, en sorte que son bout épais s'étend immédiatement sous l'extrémité antérieure du crâne axial dans la région où les cornes parachordales se sont soudées ensemble. De même que la plaque ventro-latérale, cette apophyse consiste en cartilage muqueux. Dans la direction ventrale, l'apophyse en question se prolonge en un épaississement de la face médiale de la plaque ventro-latérale: cet épaississement est marqué sur la fig. 16 par une teinte plus sombre.

En comparant la fig. 16 avec la fig. 20, nous voyons que l'arc Pr. m_1 (fig. 20) occupe précisément la même position que l'apophyse Pr. m_1 de la fig. 16, dont nous pouvons en toute sécurité dire qu'elle s'est développée de cet arc mésenchymateux. Les changements survenus dans cet arc (fig. 20 et 16, Pr. m_1) ont le même caractère que ceux de l'arc

HB': il s'est soudé intimement (Pr. m1) à la plaque ventro-latérale.

Afin de présenter au lecteur un tableau plus complet de ces parties squelettiques, je m'arrêterai sur la description des coupes frontales 1—5 qui complètent la reconstruction Fig. 16.

La fig. 1 dans le texte représente une coupe frontale à travers la tête de l'Ammocète dans le même stade du développement que celui de la fig. 16; cette coupe passe au niveau de la partie ventrale des capsules auditives (C. aud.). En avant de ces dernières nous trouvons les ganglions du second trijumeau (fig. 1 dans le texte, V_2) et du nerf facial (VII); en arrière de la capsule auditive, à la face latérale du premier sac branchial on voit le prolongement dorsal postérieur de l'arc HB' (fig. 1, HB'') soudé au premier arc branchial. Il faut encore de même noter la position du premier et du second arc branchial (A. br1, A. br. 2) et des rameaux branchiaux des nerfs glossopharyngiens (fig. I, IX br.) et vague (X br.1) qui longent la face médiale de ces arcs.

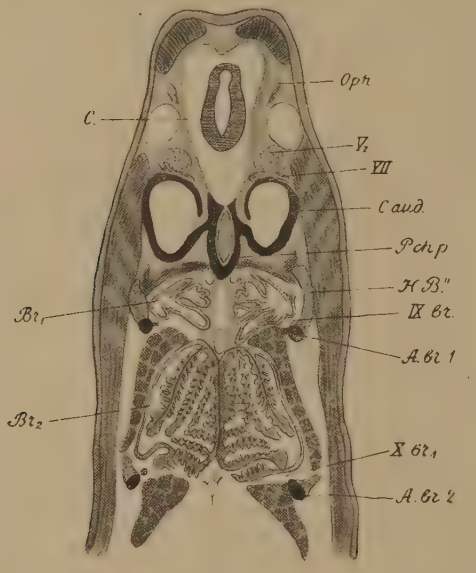


Fig. 1.
Coupe frontale de l'Ammocète développé. Notations comme sur les planches.

La section de la fig. 2 dans le texte passe sur la face ventrale des capsules auditives; nous y voyons les cornes parachordales (cornua parachordalia, c. pch.) et un peu plus en arrière l'apophyse MB; la partie proximale de cette apophyse est formée par le cartilage ordinaire (MB), tandis que sa partie

distale (MB') est en cartilage muqueux; c'est précisément cette dernière qui se réunit avec l'arc HB'.

En avant de l'apophyse MB + MB', nous voyons la section de trois nerfs qui partent du ganglion du second trijumeau: ce sont les rameaux maxillaire (r. mx. V), mandibulaire médial (r. m. d. m. V) et mandibulaire latéral (r. md. l. V) du second trijumeau; le rameau hyomandibulaire du nerf facial (r. hyom. VII) passe en arrière de l'apophyse MB. Sur la partie droite de la figure 2 dans le texte, on voit que le rameau viscéral de ce nerf (r. hyom. VII) se dirige en arrière et s'approche de la face médiale de l'arc HB' qui, de son côté, se prolonge en arrière, formant l'apophyse HB''. L'arc HB' est situé du côté latéral et rostral du premier sac branchial (Br_1). En arrière de ce sac, un peu en avant et à la face médiale du premier arc branchial on voit la section du nerf glossopharyngien (fig. 2, IX br.).

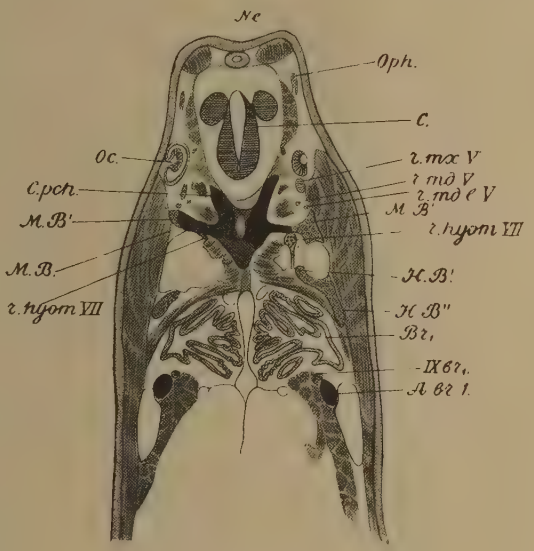


Fig. 2.

Coupe frontale de même série que la fig. 1.

La coupe représentée sur la fig. 3 dans le texte passe encore plus ventralement. On voit dans la partie antérieure de cette coupe l'orifice nasohypophysaire (Ne) et les fossettes olfactives paires (ol, ol) séparées par un septum (S) peu élevé; à leurs côtés s'étendent les plaques latérales du squelette nasal (NK_1). On voit les cornes parachordales (C. p.

ch.) situées sur les deux côtés du cerveau. En arrière de ces conformations, dans l'intérieur de la cavité buccale, on voit un pli transversal de la paroi intestinale, le velum (Vel.); l'enfoncement de la paroi du canal intestinal qui lui fait immédiatement suite, représente le reste de l'invagination hyoïdienne ou spiraculaire des stades précédents (fig. 3 dans le texte, S. H.; comp. fig. 18, S. H). Le rameau ophtalmique du nerf trijumeau II (Oph.) passe sur les côtés latéraux des cartilages nasaux; les sections des trois rameaux du second trijumeau mentionnés dernièrement (fig. 3 dans le texte, r. md. m. V, r. md. l. V, r. mx. V) se trouvent dans cette région (Vel.). Signalons que le rameau mandibulaire médial du second trijumeau entre le pli du velum et le rameau maxillaire appartient sans aucun doute à la région qui s'étend rostralement du velum. En arrière de cette région nous voyons l'arc HB' avec les prolongements HB'' et C. ept. H'. La position du premier arc branchial et de son nerf sont les mêmes que dans la coupe précédente.

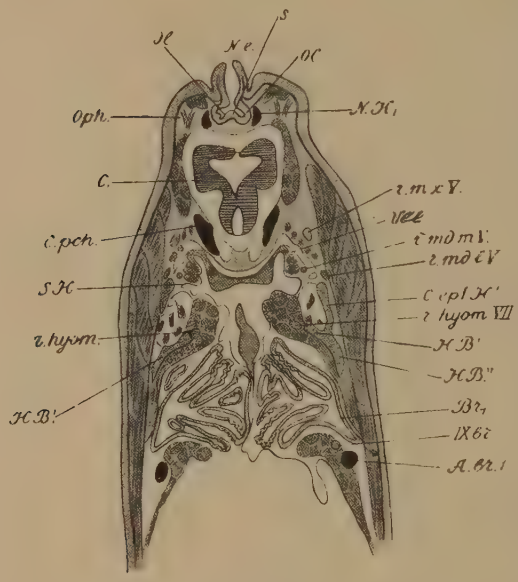


Fig. 3.
Coupe frontale de même série que la fig. 1.

Comme on voit sur la fig. 4 dans le texte, la section a passé à travers la partie dorsale de l'arc Pr. m'1; ce dernier est parfaitement séparé de l'arc MB' par une profonde invagination, qui ressemble beaucoup à l'invagination de la fente hyoïdienne (S. H.). On voit l'orifice dans le milieu du velum,

qui a la forme de deux plis sinueux. Dans la base du velum, c'est-à-dire dans sa partie qui s'applique à la paroi latérale du corps, nous voyons l'arc MB'1 qui se présente dans cette section comme une plaque située obliquement (fig. 4). A l'intérieur du velum, on voit la section la coupe du rameau mandibulaire médial du second trijumeau (fig. 4 dans le texte, r. md. m. V). L'arc MB'1 s'étend immédiatement en avant de l'invagination entodermique qui représente les derniers restes du sac hyoïdien (S. H.) des stades précédents.

En arrière et vis-à-vis de l'invagination où est situé l'arc HB' se trouve le sillon, dit pseudobranchial (Ps. br.). A. Dohrn (1886) admet que le sillon pseudobranchial représente le dernier reste de la fente branchiale spiraculaire, et cette opinion a eu beaucoup de vogue dans la littérature. Dans sa troisième étude (1888) il revient de nouveau à cette question en se basant sur des observations nouvelles, et modifie son opinion sur la signification morphologique du sillon pseudobranchial: il n'affirme plus que le sillon pseudobranchial représente la fente branchiale hyoïdienne (spiraculaire), mais il dit que „la paire antérieure des sacs branchiaux ne s'ouvre pas à l'extérieur, mais dégénère" et que „de la matière cellulaire de ces sacs se forme plus tard un sillon cilié que je nomme le sillon pseudobranchial". Autrement dit, Dohrn a renoncé ici à

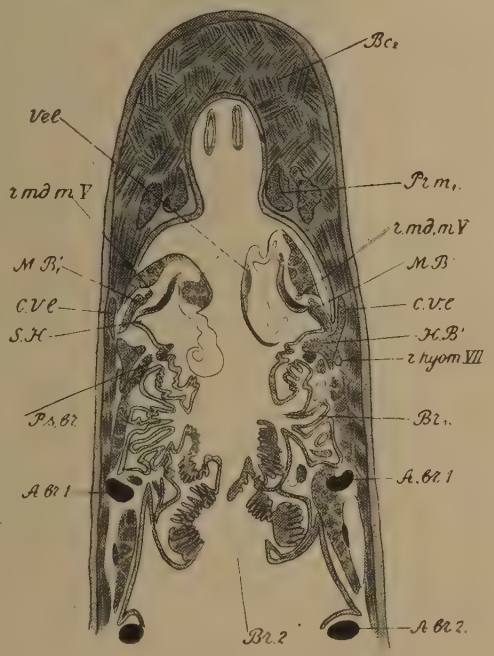


Fig. 4.
Coupe frontale de même série que la fig. 1.

sa première affirmation (qui avait pour lui une grande importance théorique) et admet que le sillon en question est une formation sui generis et ne représente pas le reste de la fente spiraculaire qui, selon lui, s'atrophie. J'ai poursuivi le développement de la fente spiraculaire et du sillon pseudobranchial et je dois dire que ma manière de voir s'accorde, sauf quelques points, avec la dernière opinion de D o h r n.

La différence entre nos résultats consiste en ce que j'ai trouvé que la fente, ou plutôt l'invagination hyoïdienne, ne s'atrophie pas jusqu'aux derniers stades du développement de l'Ammocète. Je suis parfaitement sûr que l'invagination SH des fig. 3 et 4 dans le texte est un reste de l'invagination SH des stades moins avancés (fig. 18); quant au sillon pseudobranchial, il se développe en arrière de cette invagination, dans l'intervalle entre les deux sacs branchiaux, c'est-à-dire entre le sac hyoïdien et le premier sac branchial, et correspond (D o h r n) au sillon pseudobranchial de l'Amphioxus et des Ascidies.

Sur la face latérale du sillon pseudobranchial, nous voyons sur la fig. 4 l'arc HB′, qui présente ici un certain intérêt parce que la présente coupe fait voir clairement sa liaison avec la plaque ventrolatérale (C. Vl.). On voit dans la partie droite de la coupe (fig. 4) que cet arc est représenté par une crête assez haute et très prononcée sur la face médiale de la plaque ventrolatérale, qui, à ce niveau, n'est pas encore longue; sur le côté gauche nous voyons une mince fente entre la crête et la plaque; le rameau hyomandibulaire du nerf facial (r. hyom. VII), qui passait à la face médiale de l'arc dans les sections des coupes précédentes, passe maintenant sur sa face latérale. Le premier et le second arcs branchiaux se trouvent en arrière de cette région: leurs rapports aux sacs branchiaux qui leur correspondent sont clairs (fig. 4, A. br. 1, A. br. 2). Signalons que les intervalles entre l'arc Pr. m′$_1$ et l'arc MB′$_1$, l'arc HB′ et le premier arc branchial, et entre le premier (A. br. 1) et le second (A. br. 2) arcs branchiaux sont à peu près égaux; au contraire, les arcs MB′$_1$ et HB′ sont extrêmement rapprochés l'un de l'autre.

La section de la fig. 5, qui passe encore plus ventralement, complète ce que nous avons vu sur la coupe que nous

venons de décrire: nous y voyons les rapports entre la plaque ventrolatérale (C. V. l.) et les arcs Pr. m'., MB'1 et HB'. Deux de ces arcs en cartilage muqueux représentent des épaississements médiaux de la plaque ventrolatérale (fig. 5, Pr. m.' et HB'.) qui est ici bien développée. L'extrémité antérieure de la plaque C. V. l est épaissie; cet épaississement représente le prolongement ventral déjà mentionné de l'arc Pr. m'. L'arc MB'1 est représenté du côté gauche par une mince plaque indépendante, située comme dans la figure précédente (fig. 4 dans le texte) dans la base du pli du velum; du côté droit elle est intimement attachée à la plaque ventrolatérale. En arrière de cet arc MB'1 nous voyons sur la plaque ventrolatérale une crête médiale qui représente la partie inférieure de l'arc HB'. Le sillon pseudobranchial (Ps. br.) se trouve vis-à-vis de cette crête.

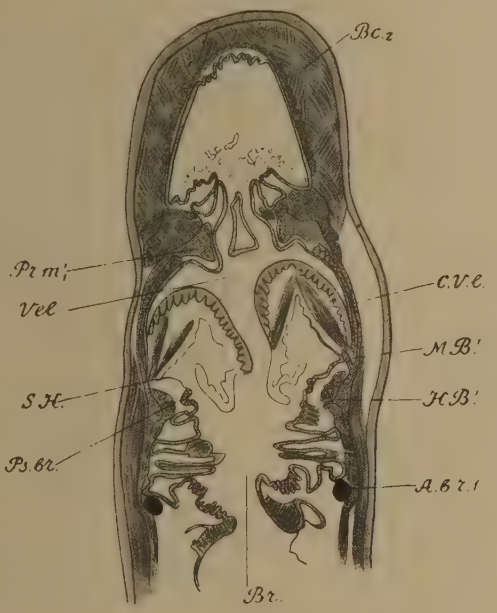


Fig. 5.
Coupe frontale
de même série que la fig. 1.

En comparant la série des coupes frontales que nous venons de décrire avec la reconstruction de la fig. 16, le lecteur, comme je le crois, pourra se faire une idée assez complète de la disposition des éléments squelettiques de la partie antérieure de la tête et de leurs rapports aux organes voisins. Nous tâcherons maintenant de déterminer la signification morphologique des parties du squelette formées par le cartilage muqueux, en particulier des arcs Pr. m'1, MB'1, HB''+HB' et de la

plaque ventrolatérale. Nous commencerons par l'arc HB″+HB′, qui apparaît d'abord comme un arc libre (fig. 20, HB′) et qui entre plus tard (HB″+HB, fig. 16) en des connexions compliquées avec les parties voisines du squelette. Nous pouvons affirmer avec une entière certitude que nous avons affaire à un vrai arc viscéral (HB′), homodyname aux arcs branchiaux fonctionnants de l'Ammocète.

Les faits suivants confirment cette interprétation: l'arc HB′ (de même que les arcs branchiaux) se forme dans l'ontogénèse comme un arc libre, non relié aux parties voisines; dès le moment de son apparition, il est situé dans la région viscérale du corps, dans le prolongement de la série des arcs viscéraux (fig. 20); il ressemble parfaitement à un arc viscéral par sa forme et sa position (fig. 20, 16, et 3, 4 dans le texte, HB′). L'intervalle entre lui (HB′) et le premier arc branchial (A. br. 1) est le même que celui d'entre le second et le troisième, le troisième et le quatrième, etc., arcs branchiaux; il s'étend entre deux sacs viscéraux (savoir, entre le premier sac branchial et le premier sac prébranchial hyoïdien), enfin il se trouve en mêmes rapports avec son nerf, le rameau viscéral du nerf facial (VII, fig. 20, 16, et 2, 3 dans le texte) que les vrais arcs branchiaux avec leurs nerfs viscéraux respectifs, c'est-à-dire avec les rameaux viscéraux du glossopharyngien et du vague. Tout ceci nous démontre parfaitement que l'arc HB est un arc viscéral, homodyname aux autres arcs viscéraux de l'Ammocète, et représente le segment viscéral situé immédiatement en avant du premier métamère branchial, c'est-à-dire en avant du segment du nerf glossopharyngien. Si l'on demande à quel arc des Gnathostomes cet arc des Cyclostomes peut correspondre, nous répondrons que, d'après sa position sous la capsule auditive, d'après ses rapports au nerf facial et aussi parce qu'il s'étend entre la fente hyoïdienne et la première fente branchiale, nous pouvons affirmer avec une entière certitude que nous avons devant nous l'homologue de l'arc hyoïdien des Gnathostomes.

Une série de considérations tout à fait analogues nous persuadent que l'arc MB1 du stade de la fig. 16 représente aussi un arc viscéral: sa position et sa forme ressemblent généralement (fig. 16, fig. 1 dans le texte, MB1) à la position

et à la forme des arcs branchiaux typiques de l'Ammocoete; il est situé immédiatement en avant de l'invagination hyoïdienne; enfin le rameau mandibulaire médial du second trijumeau qui contient des fibres motrices viscérales passe, comme nous avons vu, à la face médiale de l'arc, précisément de la même manière que les nerfs des arcs branchiaux typiques à la face médiale de leurs arcs respectifs *).

Toutes ces considérations témoignent en faveur de ce que l'arc MB'_1 représente un arc viscéral modifié, appartenant au segment situé immédiatement en avant du segment prébranchial (hyoïdien), c'est-à-dire qu'il représente le deuxième arc prébranchial et est l'homologue de l'arc mandibulaire des Gnathostomes. Plus haut nous sommes arrivés à la conclusion que l'apophyse MB (fig. 13, 12, 20, 16, MB) représente la partie dorsale de l'arc homologue à l'arc mandibulaire des Gnathostomes: d'après sa position et ses rapports au r. mandibulaire du second trijumeau, nous devons rapporter l'arc MB'_1 au même segment viscéral, et admettre que MB et MB_1' représentent deux parties, la partie dorsale et la partie ventrale, d'un seul et même arc prébranchial auquel correspond chez les Gnathostomes l'arc mandibulaire.

En ce qui concerne l'arc que nous avons désigné par Pr. m'_1 (fig. 20 et 15 et fig. 4 dans le texte, Pr. m'_1), nous devons le considérer, d'après son analogie avec les arcs précédents, aussi comme un élément du squelette viscéral. En faveur de cette supposition parlent sa forme (fig. 20) et sa position relativement aux arcs viscéraux voisins (fig. 20 et 16, et fig. 4 et 5 dans le texte), et aussi ses relations avec la musculature viscérale, dont nous nous occuperons plus loin.

Nous arrivons à la conclusion que les formations $HB' + HB''$, MB et MB'_1 et Pr. m_1 représentent trois segments successifs du squelette viscéral prébranchial, c'est-à-dire trois arcs viscéraux antérieurs, situés en avant de la première fente branchiale de l'Ammocète. En même temps nous avons établi

*) Nous discuterons un peu plus tard, dans la description de la structure de la tête de la lamproie adulte, la question de la signification morphologique du rameau mandibulaire latéral du trijumeau II qui, à première vue, passe un peu autrement que les nerfs branchiaux typiques de la lamproie.

que deux de ces arcs correspondent aux arcs hyoïdien et mandibulaire des Gnathostomes. Je laisse pour le moment ouverte la question de l'homologie de l'arc Pr. m_1.

Nous avons vu que ces arcs apparaissent dans l'ontogénèse comme des formations libres, mais que dans la suite ils entrent en différentes connexions avec les parties contiguës voisines du squelette, et nous devons discuter à présent la signification morphologique de ces liaisons.

Mais avant d'aborder cette question, nous sommes obligés de faire une réserve, touchant quelques-unes des particularités des arcs viscéraux des Gnathostomes. Nous devons faire remarquer que nous n'admettons qu'une homologie générale des Cyclostomes et des Gnathostomes, attendu que nous trouvons des différences importantes entre les arcs branchiaux des uns et des autres. Ainsi, chez tous les Gnathostomes les arcs branchiaux sont subdivisés en segments typiques (pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale et hypobranchiale): dans le squelette branchial des Cyclostomes, nous ne trouvons pas ces subdivisions et nous n'avons aucune raison de croire qu'elles aient jamais existé. De même chez les Cyclostomes les vaisseaux et les nerfs des branchies ont une autre disposition que chez les Gnathostomes: ils passent du côté médial et non du côté latéral des arcs. Tous ces faits, comme nous le verrons ci-après, nous permettent de conclure que le squelette viscéral des Cyclostomes et le squelette viscéral des Gnathostomes sont dérivés d'un certain type ancestral commun (c'est pourquoi nous pouvons établir une homologie générale entre eux), mais ne nous permettent pas d'admettre que l'un de ces types provient de l'autre, soit les Pétromyzontes des Gnathostomes, soit les Gnathostomes des Pétromyzontes. Nous ne nous proposons pas de discuter maintenant cette question: nous ne faisons que la signaler parce qu'elle concerne la question particulière de la morphologie des arcs viscéraux antérieurs de la tête du Pétromyzon qui seule nous intéresse pour le moment. En revenant à ces derniers, nous devons dire que les arcs que nous avons désignés comme les homologues des arcs hyoïdien et mandibulaire des Gnathostomes, appartiennent, par leurs rapports aux nerfs, beaucoup plus au type des arcs viscéraux des Cyclostomes qu'à celui des Gnathostomes.

Comme nous l'avons vu sur les reconstructions (fig. 10 et 16) et encore mieux sur les coupes frontales (fig. 2 et 3 dans le texte), les rameaux viscéraux du nerf facial et du second trijumeau passent du côté médial (type des Cyclostomes) et non pas sur la face latérale (type des Gnathostomes) des arcs viscéraux.

Dans ces conditions, il est parfaitement naturel que nous faisions usage du principe de l'homodynamie et non de celui de l'homologie pour l'interprétation des autres parties du squelette viscéral de l'Ammocète et de la lamproie; nous chercherons donc à déterminer la signification de ces conformations en les comparant avec les conformations homodynames de l'appareil branchial de l'Ammocète et du Pétromyzon, et non avec des formations homologues chez les Poissons.

Nous avons vu que l'arc HB′ (fig. 16) est relié avec les formations étendues à sa face dorsale par l'intermédiaire de deux apophyses, savoir, par l'apophyse antérieure C. ept. H′, qui le relie à l'apophyse MB, et par l'apophyse postérieure HB″, qui l'unit à la partie dorsale du premier arc branchial.

Je ne discuterai pas maintenant la signification de la commissure antérieure (fig. 16, C. ept. H′), car il me sera bien plus commode de le faire en parlant de l'appareil viscéral du Pétromyzon adulte, et je passe au lien dorsal et postérieur entre HB′ et le premier arc branchial (fig. 16, HB″). Si nous cherchons pour cette conformation des parties correspondantes dans la région caudale du squelette branchial, nous trouverons que les commissures dites hypochordales, plus et spécialement les apophyses subcordales postérieures (fig. 15 et 14, P_2 et P_3), relient deux arcs viscéraux voisins de la même manière que la partie HB″ relie le premier arc prébranchial au premier arc branchial. Ces commissures s'étendent également à la face médiale des nerfs branchiaux. Remarquons qu'il est fort difficile, vu la courbure considérable de l'arc HB′+HB″, de préciser la limite entre le bout dorsal du premier arc prébranchial (hyoïdien) en la partie appartenant proprement au lien subcordal. Dans la partie que nous avons désignée par les lettres HB″ entrent certainement la partie dorsale du premier arc prébranchial et son apophyse

postérieure subcordale, mais nous ne pouvons encore tracer avec précision la limite entre eux.

Passant à la partie ventrale du squelette muqueux. nous devons poser la question de la signification morphologique de la plaque squelettique que nous avons désignée du nom indifférent de „plaque ventrolatérale“ (fig. 16, C. V.l.). Est-ce une formation tout à fait nouvelle, ou si elle représente une modification secondaire de quelque formation ancestrale? Dans ce dernier cas, à quoi pouvons-nous comparer cette plaque?

S'appuyant sur le principe de l'homodynamie, on peut se faire l'idée suivante de la signification morphologique de ce cartilage ventrolatéral. Cette formation (C. V.l.), comme nous le montre la fig. 16, rattache l'une à l'autre les extrémités ventrales des trois arcs viscéraux antérieurs HB′+HB, MB'_1 et Pr. m_1, et relie le premier arc prébranchial (HB′) avec le premier arc branchial (A. br.). Pour comprendre la signification du cartilage ventrolatéral (C. V.l.), nous devons nous rappeler que les „commissures ventrales“ qui relient les unes aux autres les extrémités ventrales des arcs occupent précisément la même position topographique relativement aux bouts ventraux des arcs branchiaux (fig. 16 et 15, $Cv_1 — Cv_6$).

Mais en même temps il existe une grande différence entre les commissures ventrales des arcs branchiaux et la plaque ventrolatérale: d'abord une différence histologique, car la plaque ventrolatérale est formée par le cartilage muqueux, tandis que les commissures ventrales sont en cartilage hyalin. Mais comme nous savons que le cartilage muqueux de la lamproie peut se transformer en cartilage ordinaire, nous ne pouvons pas considérer cette différence comme essentielle. Il existe, en second lieu, une différence très considérable dans la forme et la grosseur de ces conformations. Nous avons d'un côté une large plaque (fig. 16, C. V.l.) et de l'autre de minces lames cartilagineuses (Cv_1, Cv_2 . . .). Mais si nous considérons les formations analogues des Gnathostomes, nous trouvons qu'il existe une différence au moins aussi grande entre les minces copules antérieures des Sélaciens (basibranchialia) et leur „cardiobranchiale“ postérieur, qui souvent est très grand et très large. Pourtant ce fait n'empêche nullement de considérer les basi-

branchialia comme des formations tout à fait homodynames au cardiobranchiale.

Par conséquent je crois que nous ne sommes pas tenus d'accorder une trop grande importance à la différence dans la grosseur et la forme aux dépens de la ressemblance dans la position et les relations aux parties voisines. Nous arrivons à la conclusion, que nous devons admettre que la plaque ventrolatérale et les commissures ventrales entre les arcs branchiaux de l'Ammocète sont des formations homodynames. Cela veut dire que nous admettons qu'il y avait chez les ancêtres des Cyclostomes entre leurs arcs viscéraux antérieurs les mêmes commissures ventrales qu'entre les arcs branchiaux typiques et que la plaque ventrolatérale doit son origine aux modifications de ces commissures.

L'interprétation des conformations squelettiques de la partie antérieure de la tête de l'Ammocète étant nouvelle, je me permets de la représenter dans le schéma de la fig. 6 dans le texte. Nous y avons marqué l'homodynamie des éléments du squelette viscéral: les parties homodynames sont désignées par des signes identiques, pointillage, hachure, etc.

Nous sommes arrivés à la conclusion qu'il existe dans la partie antérieure de la tête de l'Ammocète, en avant de la première fente branchiale, encore trois arcs viscéraux et que ces arcs étaient reliés entre eux par des commissures, c'est-à-dire que dans la partie antérieure de la tête de l'Ammocète nous pouvons constater les traces d'une corbeille branchiale du type des Cyclostomes. Comme je ne possède pas de stades plus avancés du développement de l'Ammocète, c'est-à-dire de stades de la métamorphose, je n'ai pas pu poursuivre la morphogénèse ultérieure de son squelette. Voilà pourquoi mes recherches personnelles sur le développement du crâne et du squelette viscéral de l'Ammocète se bornent au stade ci-dessus décrit.

Il nous faut à présent comparer les résultats de nos recherches sur le développement du squelette de la partie antérieure du corps de l'Ammocète avec ce qui est connu relativement à la structure de la lamproie adulte. L'anatomie du

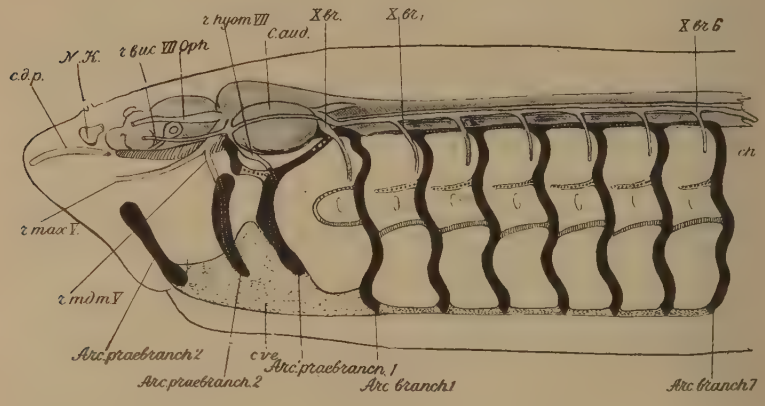


Fig. 6.

La figure 6 représente le schéma de la structure du crâne du squelette viscéral et des nerfs de l'Ammocète développé (la reconstruction de la fig. 16 sert de base à ce schéma). Les arcs viscéraux sont colorés en noir; les parties homodynames des commissures longitudinales entre les arcs branchiaux et prébranchiaux sont marquées par les mêmes signes conventionnels, savoir: 1. Les commissures subchordales sont marquées par des points blancs sur fond noir. 2. Les commissures épitrématiques, par des points noirs sur fond blanc. 3. Les commissures hypotrématiques, par des hachures verticales. 4. Les commissures ventrales, par des hachures horizontales et interrompues. Le squelette axial, par des hachures inclinées.

Les notations sont les mêmes que sur les planches.

squelette céphalique du Pétromyzon ayant été étudiée en détail, je ne peux rien y ajouter en ce qui concerne les faits. Mais mon interprétation des parties isolées du squelette, ainsi que du squelette céphalique et de l'appareil branchial en leur ensemble, diffère profondément de l'interprétation généralement admise, et c'est à ce point de vue que nous devons examiner l'anatomie du squelette de la tête du Pétromyzon adulte.

La reconstruction de la fig. 17 représente la partie antérieure du squelette céphalique du *Petromyzon Planeri*, faite d'après une série de coupes sagittales. Afin de ne pas charger une

reconstruction déjà assez compliquée, je n'ai pas représenté les éléments ventraux impairs du squelette buccal, à propos de la morphologie desquels je ne peux dire relativement que peu de chose.

La comparaison des figures 17 et 16 et des schémas 6 et 7 facilitera au lecteur l'intelligence de la signification morphologique des parties du crâne et du squelette viscéral du Pétromyzon. Le squelette crânien du Pétromyzon ayant été maintes fois décrit en détail, je ferai mention seulement de quelques régions essentielles pour l'homologisation en laissant la plus grande partie de côté.

Nous voyons sur la reconstruction les capsules auditive (fig. 17, C. aud.) et olfactive (fig. 17, Nk). Il y a à remarquer leur indépendance relative chez l'animal adulte: elles ne deviennent pas, comme nous le voyons chez les Gnathostomes inférieurs, parties intégrantes du crâne axial et ne forment pas un tout avec les dérivés des cartilages parachordaux et trabéculaires (cornes parachordales).

Sur la reconstruction, fig. 17, on voit entre les capsules auditive et olfactive la paroi latérale du crâne. Nous savons la manière dont se forme la partie ventrale de cette paroi crânienne: elle se développe des formations que nous avons désignées sous le nom de cornes parachordales de l'Ammocète. Il serait intéressant de poursuivre le développement de la partie supérieure de la paroi orbitale qui se trouve à la face dorsale de l'orifice du nerf optique. Elle correspond, par sa position et ses rapports avec les parties voisines, aux formations que j'ai désignées chez les Sélaciens et autres Gnathostomes sous le nom de „plaques alisphénoïdes" du crâne *): il serait aussi d'un intérêt particulier pour l'interprétation de ces conformations chez les Cyclostomes et pour la solution de la question de savoir quels sont les éléments primitifs du crâne axial des Vertébrés, d'en étudier le développement. Faute de données positives, je laisse cette question ouverte.

La capsule olfactive s'applique à la partie postérieure du cartilage impair dorsal postérieur (C. d. p.) qui s'appuie de

*) Le nom de „alisphénoïde", que j'ai adopté pour ces conformations, n'est pas heureux, comme d'ailleurs l'a fait remarquer Gaupp; pourtant je le conserve encore ici parce qu'il est devenu courant.

son côté sur le cartilage impair dorsal intérieur (C. d. a.). Sur la reconstruction fig. 17, nous voyons les nerfs suivants: le n. trijumeau I avec le rameau ophtalmique (Oph.), le n. trijumeau II avec les rameaux: maxillaire (r. mx. V), mandibulaire latéral (r. md. l. V) et mandibulaire médial (r. md. m. V). Derrière le trijumeau II nous apercevons le n. facial avec une commissure au nerf vague (X — VII) et les rameaux buccal (r. buc. VII) et hyomandibulaire (r. hyom. VII). Du nerf glossopharyngien part le r. branchial (IX br.), du n. vague (X) le n. latéral (X, l.) et le nerf branchial du vague (X br.) qui envoie ses ramifications à chacun des arcs branchiaux (X br.).

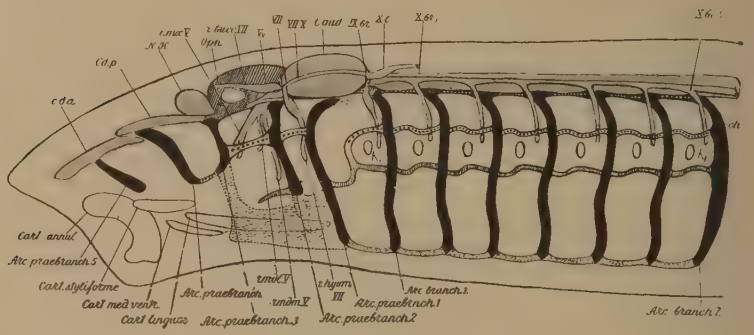


Fig. 7.

La figure 7 représente le schéma de la structure du crâne, du squelette viscéral et des nerfs d'une lamproie adulte, fait comme le schéma de la fig. 6. Sur le schéma ne figurent pas les parties qui existent chez la larve, mais ne sont pas développées chez l'animal adulte, comme la commissure subchordale entre le premier arc branchial et le premier arc prébranchial et le cartilage ventrolatéral: ces parties sont marquées par des lignes pointillées. Les arcs viscéraux sont en noir comme dans la figure précédente; les commissures subchordales sont désignées par une ligne de points noirs sur fond blanc; les commissures épitrématiques, par des points noirs sur fond blanc; les commissures hypotrématiques par des hachures verticales; les commissures ventrales (et la plaque ventrolatérale qui leur est homodyname) par des hachures horizontales interrompues. La comparaison de ce schéma avec celui de la fig. 6 et les figures 16 et 17 montre parfaitement la position des parties du squelette viscéral dans la région antérieure de la tête et les homodynamies de certains éléments de ce squelette.

Notations comme sur les planches.

Afin de nous représenter d'une façon plus précise les caractères essentiels des éléments du squelette viscéral de la région antérieure de la tête, il nous faut décrire plus en détail la constitution d'un arc viscéral typique pour le Pétromyzon, par exemple de son deuxième arc branchial (fig. 17., A. br. 2).

Nous avons vu déjà dans les stades antérieurs la formation des commissures subchordales; chez le Pétromyzon adulte (fig. 17, C. sch.$_1$ C. sch.$_2$), cette bande cartilagineuse s'applique étroitement à la corde dorsale, de sorte que les parties dorsales des arcs sont étroitement liées avec la corde (Ch.). Chaque arc branchial, partant de cette traînée subchordale, s'incurve dans le sens latéral et forme deux apophyses: l'une, l'apophyse antérieure dorsale, se dirige rostralement (a. d.), et l'autre, l'apophyse postérieure dorsale, située vis-à-vis de la première, se dirige caudalement (p. d.).

A la face ventrale de ces apophyses, nous apercevons les commissures épitrématiques de l'arc; l'une d'elles (celle qui se développe du pr. épitrématicus du second arc) se dirige en avant (C. ept.$_2$) et rattache l'arc en question au premier arc qui se trouve à sa face rostrale (A. br. 1); l'autre se dirige caudalement (elle appartient au troisième arc) et rattache le second arc au troisième. Les deux commissures s'étendent à la face dorsale des fentes branchiales. A leur face ventrale s'étendent les commissures hypotrématiques (C. hpt$_2$, C. hpt$_3$, fig. 17), rattachant l'arc en question (A. br. 2) aux deux arcs voisins, précisément de la même façon que les commissures épitrématiques. Les commissures épi- et hypotrématiques se ressemblent également dans leur forme, qui est très caractéristique: elles sont recourbées en forme d'S (fig. 17). Un peu plus bas que les commissures hypotrématiques se trouvent les apophyses ventrales, antérieure (a. v.) et postérieure (p. v.), qui correspondent parfaitement aux apophyses dorsales par leur forme et leur position. Enfin, plus ventralement encore, l'arc se rattache de nouveau par l'intermédiaire des commissures ventrales (Cv$_1$, Cv$_2$, fig. 17) aux deux arcs qui se trouvent à sa face rostrale et caudale. L'arc se recourbe également plusieurs fois, mais nous ne nous arrêterons pas à la description de ces courbures: difficiles à décrire, elles se voient facilement sur la fig. 17.

Les connexions du premier arc branchial avec ses parties voisines chez le Pétromyzon adulte, de même que chez l'Ammocète, ont un autre caractère que celles du second ou troisième arc. Comme nous l'avons déjà vu, les processus épitrématiques (P. ept_1, fig. 16; P. ept_1, fig. 17) et hypotrématiques (P. hpt_1, fig. 16; P. hpt_1, fig. 17) forment ensemble une sorte d'anse qui embrasse l'orifice de la première fente branchiale (K_1).

Dans le stade représenté sur la fig. 16, il n'existe encore aucun lien entre cette fente et l'arc qui s'étend en avant d'elle (HB″, + HB′). Chez le Pétromyzon adulte nous voyons précisément que cet arc se rattache à l'arc MB_1' qui se trouve à sa face rostrale (l'extrahyale, selon la nomenclature de Parker), et il est à savoir si cette commissure doit être considérée comme une commissure épitrématique ou comme une commissure hypotrématique.

En comparant ce lien (fig. 17, C. hpt_1) avec les commissures épi- et hypotrématiques du second arc (C. ept_2 C. hpt_2), nous voyons très distinctement que nous n'avons pas ici un lien épitrématique, mais bien une commissure hypotrématique, c'est-à-dire le prolongement de l'apophyse hypotrématique du stade précédent.

Le premier arc branchial de la lamproie adulte ne possède pas de commissure épitrématique qui le réunît avec l'arc HB; comme nous l'avons déjà dit, son processus épitrématique se relie à la commissure hypotrématique et forme l'anse ci-dessus décrite. Pour le reste, le premier arc branchial ne se distingue en rien de l'arc viscéral typique qui est situé en arrière de lui, et possède toutes les apophyses ci-dessus mentionnées.

Rostralement du premier arc branchial (A. $br._1$) se trouve l'arc que nous désignons comme le premier arc prébranchial. Nous voyons que l'arc HB, qui se présente comme une baguette squelettique verticale dont l'extrémité dorsale (HB′) est recourbée caudalement (fig. 17), a la forme et la position d'un arc viscéral typique. Cet arc viscéral (HB, fig. 17) est placé à la face ventrale de la capsule auditive et à la face rostrale de la première fente branchiale; le nerf hyomandibulaire (r. hyom. VII) longe sa face rostrale et médiale précisé-

ment de la même façon que les nerfs des arcs branchiaux longent leurs arcs branchiaux respectifs.

Comme il résulte de la comparaison des arcs HB et HB′+HB″ des fig. 17 et 16, l'arc HB se développe des conformations HB′+HB″. Schaffer (1896) a observé la transformation du cartilage muqueux dans l'arc HB′ en cartilage ordinaire. Nous arrivons à la conséquence: nous devons considérer l'arc viscéral HB du Pétromyzon (fig. 17), ou l'extrahyale de W. Parker, de même que l'arc HB″+HB′ de l'Ammocète duquel il se développe, comme le premier arc viscéral prébranchial des Cyclostomes et l'homologiser à l'arc hyoïdien des Gnathostomes, auquel il correspond parfaitement par sa position et ses relations avec les organes voisins. Les commissures qui relient le premier arc prébranchial du Pétromyzon (fig. 17, HB) avec les arcs viscéraux qui se trouvent en avant et en arrière de lui sont très remarquables. Sur la fig. 16 nous avons vu que l'extrémité dorsale de l'arc HB′ se rattache au bout dorsal du premier arc vrai branchial et nous avons identifié ce lien avec une commissure subchordale; chez le Pétromyzon adulte (fig. 17), ce lien a disparu et l'arc hyoïdien se termine librement sous la capsule auditive (C. aud.) cartilagineuse. Au premier arc branchial l'arc en question (HB) se rattache par l'intermédiaire de deux pièces: d'abord, c'est la commissure hypotrématique C. hpti déjà décrite, qui se soude à lui de la même façon et au même point que les commissures correspondantes des autres arcs branchiaux, et en second lieu c'est la commissure ventrale (C. v., fig. 17). La position de cette dernière correspond aux commissures Cv_1, Cv_2, etc., qui se trouvent plus caudalement, et on peut admettre qu'elle leur est parfaitement homodyname. Mais ce lien (C. v.) correspond aussi à la partie du cartilage ventrolatéral muqueux de l'Ammocète (fig. 15) qui se trouve entre le bout ventral du premier arc prébranchial (HB′) et le bout ventral du premier arc branchial (A. br. 1), et il s'est développé évidemment de cette partie du cartilage ventrolatéral. Ce fait appuie l'homodynamie que nous avons admise entre la plaque ventrolatérale de l'Ammocète et les commissures ventrales des arcs viscéraux (Cv_1, Cv_2, Cv_3). Rostralement le premier arc prébranchial de la lamproie (fig. 17) se rattache par l'intermé-

diaire de la tige horizontale C. ept. H. au processus styloïdeus (l'épihyale de Parker, le cartilage MB_1 de la fig. 17) qui descend ventralement de l'anse suboculaire (C. ept. M.).

La position du processus styloïdeus et de sa partie proximale, située entre l'anse suboculaire et le crâne (fig. 17, MB), correspond pleinement à celle des éléments squelettiques de l'Ammocète (fig. 20, 16 et 12) que nous avons désignés par les lettres MB, MB' et MB'_1, et nous n'avons aucune raison de douter que le cartilage styloïde de la lamproie se développe de ces derniers. S'il en est ainsi, nous sommes obligés d'admettre, d'après ce que nous avons vu chez l'Ammocète, qu'il représente un arc viscéral, à savoir le second arc viscéral prébranchial de la lamproie et qu'il correspond à l'arc mandibulaire des Gnathostomes. Sa position chez la lamproie adulte confirme en tous points cette affirmation. L'apophyse styloïde (MB_1) s'étend entre le nerf facial (VII) et le second trijumeau, et la branche mandibulaire médiale du second trijumeau (fig. 17, et fig. 2 dans le texte, r. md. m.) passe de la même façon, c'est-à-dire à la face médiale du cartilage MB_1 (processus styloideus), que dans le stade fig. 16.

Le processus styloïdien est plus épais que les vrais arcs branchiaux et se rapproche plus étroitement de la ligne médiane du corps que ces derniers. Mais en examinant sa position chez l'Ammocète dans les coupes frontales (fig. 4 dans le texte, MB'), nous voyons que primitivement il a une position plus superficielle que chez le Pétromyzon adulte (fig. 17) et que par conséquent cette position peut être considérée comme secondairement acquise et ne contredit pas son homodynamie avec un vrai arc viscéral.

Il est évident que, pendant la métamorphose, les deux parties du second arc prébranchial de l'Ammocète, à savoir la partie dorsale (fig. 14, 20, 16, MB) et la partie ventrale (fig. 16, 20, MB'_1), se sont soudées ensemble pour former l'arc unique de la lamproie adulte. Ce mode de formation constitue évidemment une différence très sensible entre cet arc viscéral et les arcs typiques qui se forment tout d'une pièce. Mais les autres caractères qui nous obligent à penser que l'apophyse $MB+MB'_1$ est un arc viscéral sont si démonstratifs que nous sommes tenus d'admettre que cette différence dans le dévelop-

pement du second arc prébranchial de la lamproie et des arcs branchiaux typiques est la suite d'un changement secondaire du cours de l'ontogenèse, dû au changement total de la fonction de l'arc en question.

Si nous admettons que le processus styloïdien (l'épihyale de W. K. Parker) est homologue à l'arc mandibulaire des Gnathostomes et représente (en tout ou en partie) le second arc prébranchial de la lamproie, il nous faut répondre à la question suivante: quelle signification morphologique pourrait-on attribuer aux autres éléments squelettiques de cette région?

Nous savons que le second arc prébranchial de la lamproie adulte (proc. styloideus, fig. 17, MB + MB_1) se relie par une commissure cartilagineuse au premier arc prébranchial (fig. 17, HB). Nous avons déjà vu ce lien (fig. 17, C. ept. H.) chez l'Ammocète (fig. 16, C. ept. H'). Si nous comparons cette commissure (C. ept. H, fig. 17) avec les commissures des vrais arc branchiaux de la lamproie, sa signification deviendra parfaitement claire. Nous avons devant nous une commissure cartilagineuse longitudinale qui réunit deux arcs viscéraux de la lamproie et qui est située à la face externe du nerf de l'arc postérieur (r. hyomandibularis VII): elle se trouve au même niveau que les commissures épitrématiques et constitue pour ainsi dire leur prolongement dans la série des commissures épitrématiques des arcs branchiaux. Cette commissure correspond évidemment aux commissures épitrématiques (C. ept_1, C. ept_2, C. ept_3, fig. 17) entre les arcs branchiaux et leur est parfaitement homodyname d'après sa situation et ses rapports. Le lien hypotrématique entre le premier et le deuxième arcs prébranchiaux ne se forme pas chez le Pétromyzon.

L'anse suboculaire du Pétromyzon part de la partie dorsale du deuxième arc prébranchial (proc. styloideus, fig. 17, MB + MB_1), se dirige rostralement pour se souder à l'ethmopalatinum de W. K. Parker. Nous savons que cet auteur l'interprète comme la partie antérieure du palatatoquadratum et le désigne comme „ptérygoïde". Cependant si nous comparons l'anse suboculaire (C. ept. M, fig. 17 et 2 dans le texte) avec les commissures qui se trouvent entre les arcs branchiaux typiques, comme nous l'avons déjà fait pour la commissure qui se trouve entre le 1er et le deuxième arc prébranchial (C. ept. H.), la

signification de l'anse suboculaire deviendra parfaitement claire. Elle possède précisément les mêmes rapports de situation relativement au 2e arc prébranchial, que les commissures épitrématiques, qui se trouvent derrière elle, possèdent relativement au 1er arc prébranchial et aux arcs branchiaux typiques. Elle s'étend sur le même ligne que ces dernières, et se dirige dans la même direction en partant de la même région de l'arc viscéral. Les relations de cette anse suboculaire (C. ept. M., fig. 17) aux branches du second trijumeau (V_2) sont encore les mêmes que celles des bandes épitrématiques des arcs branchiaux (X. br_1, X. br_2, etc.). Je pense qu'en tenant compte de tous ces caractères, nous pouvons sans hésiter considérer l'anse suboculaire comme une bande longitudinale épitrématique appartenant au deuxième arc prébranchial (on sait que chaque bande épitrématique appartient à l'arc qui se trouve à sa face caudale et l'homodynamise avec les bandes longitudinales épitrématiques des arcs vrais branchiaux). Or je crois que, si nous admettons cette homodynamie, la signification de l'apophyse rostrale inférieure du cartilage styloïde (fig. 17, P. hpt. M.) du „cornual process" des auteurs anglais (cératohyale de W. K. Parker), devient également claire: cette conformation ne peut correspondre qu'au processus hypotrématique d'un arc branchial typique, ce que nous voyons en comparant P. hpt. M. avec les C. hpt_1, C. hpt_2, etc. (fig. 17), avec P. hpt_1—P. hpt_6 (fig. 15). La comparaison de ces figures nous montre que nous avons ici des formations parfaitement homodynames: le „cornual process" a les mêmes rapports de situation avec le 2e arc prébranchial que les processus hypotrématiques (fig. 7 dans le texte) avec les arcs branchiaux; or, si nous considérons le deuxième arc prébranchial (MB) du Pétromyzon comme un arc viscéral, nous devons également regarder cette apophyse P. hpt. M. (fig. 17) comme le processus hypotrématique de cet arc. Cette homodynamie se voit clairement sur les figures, et nous paraît être importante, parce que, si le „cornual process" est une apophyse hypotrématique, il faut admettre que le pr. styloïdien (2e arc prébranchial) correspond seulement à la partie supérieure et à la partie médiale d'un arc viscéral typique de la lamproie, d'où il suit que

la partie ventrale de cet arc qui doit s'étendre à la face ventrale de l'apophyse hypotrématique n'est pas développée chez le Pétromyzon adulte.

Ainsi nous aboutissons à la conclusion que: 1) la partie proximale de l'anse suboculaire + l'apophyse styloïde de la lamproie adulte se présentent comme les parties dorsale et médiale d'un arc viscéral (prébranchial 2) qui est l'homologue de l'arc mandibulaire des Gnathostomes; 2) cet arc, de même que le premier arc branchial s'est soudé dès son origine par son extrémité dorsale avec le crâne axial; 3) qu'il possède deux commissures et une apophyse longitudinale, qui appartiennent à la série des liaisons horizontales si caractéristiques pour le squelette viscéral des Cyclostomes: la commissure épitrématique prébranchiale 1 (C. ept. H.) le rattache à l'arc prébranchial 1, la commissure épitrématique prébranchiale 2 (anse suboculaire), et le proc. hypotrematicus praebranchialis 2 (cornual process).

L'interprétation des éléments du squelette buccal qui se trouvent à la face rostrale du 2e arc prébranchial est beaucoup plus difficile que celle des parties ci-dessus mentionnées. En admettant que l'anse suboculaire corresponde à une commissure épitrématique, nous devons poser en même temps la question de ce que pourrait être l'élément squelettique auquel elle se rattache en avant (fig. 17, Pr. m.). Cet élément, la colonne antérieure de l'arc suboculaire, a été désignée par W. K. Parker comme l'ethmopalatinum + praepalatinum; elle se présente comme une bande squelettique transversale, relativement courte, qui se soude dans sa partie proximale au crâne. En arrière, l'arc suboculaire (C. ept. M.) vient se souder à lui (Pr. m.), et rostralement il se rattache par l'intermédiaire d'une bande cartilagineuse aux cartilages latéraux postérieurs (Cart. lateralis posterior, fig. 17, Pr. m_2).

Si nous comparons les fig. 17, 16 et 20 (Pr. m_1 et Pr. m'), nous pouvons voir que l'apophyse Pr. m'_1 de la fig. 16 et l'arc libre (Pr. m_1) de la fig. 20 occupent précisé-

ment la même position que la „colonne antérieure de l'arc suboculaire“ (fig. 17, Pr. m_1): cette dernière est située un peu latéralement et un peu ventralement de l'extrémité antérieure du crâne axial, un peu en arrière de la capsule olfactive (NK); le rameau maxillaire (r. mx. V_2) du 2e nerf trijumeau passe à la face latérale de cet arc. Pr. m_1, Pr. m_1 (fig. 16 et 17). Vu cette identité de position, nous devons admettre que la colonne antérieure de l'anse suboculaire (Pr. m_1) s'est développée de l'arc Pr. m_1 du stade fig. 20 en passant par le stade fig. 16 (Pr. m_1). Plus haut nous avons exposé les raisons qui nous font considérer la conformation Pr. m_1 comme un arc viscéral prébranchial, et cela nous amène à la conclusion que la colonne antérieure de l'arc suboculaire (Pr. m., fig. 17) de la lamproie adulte est un arc viscéral modifié, savoir le troisième arc prébranchial.

Au commencement du développement (fig. 20, Pr. m_1), cet arc est parfaitement libre. Chez l'Ammocète développé, il s'est soudé avec la plaque ventrolatérale (fig. 16, Pr. m_1, C. v. l.), c'est-à-dire il est réuni par une commissure ventrale, homodyname avec les commissures ventrales des arcs branchiaux, avec le deuxième arc prébranchial. Chez l'animal adulte, la commissure ventrale s'est atrophiée *), mais en revanche

*) Comme je n'ai pas pu étudier la métamorphose de l'Ammocète en lamproie, je ne puis pas affirmer d'une manière décisive ce qu'est devenue la plaque ventrolatérale de l'Ammocète chez l'animal adulte, c'est-à-dire si elle s'est atrophiée complètement ou si elle a donné naissance à d'autres éléments du squelette viscéral de la lamproie, par exemple aux cartilages ventraux impairs (basihyale, „median distal mandibular cartilage“ de W. K. Parker), ce qui serait très possible.

D'après les relations de la plaque ventrolatérale avec les parties voisines, il est tout à fait improbable que l'anse suboculaire (C. ept. M, fig. 17) se soit formée aux dépens de la plaque ventrolatérale: la position relative de la partie postérieure de la plaque ventrolatérale et de la commissure C. ept. H′ s'oppose d'une manière décisive à cette supposition. J'admets donc que la plaque ventrolatérale correspond seulement aux commissures ventrales et non aux commissures ventrales + latérales (épi- et hypotrématiques) des arcs branchiaux. S'il en est ainsi, nous devons admettre que les connexions entre la plaque ventrolatérale et le troisième arc prébranchial se sont atrophiées pendant la métamorphose, et que les connexions ci-dessus décrites (C. ept. M., C. ept″) se sont développées comme des formations nouvelles.

il s'est développé une commissure épitrématique (l'anse suboculaire) qui réunit l'arc en question avec l'arc précédent, et l'arc lui-même (Pr. m. fig. 17) s'est soudé avec le crâne axial.

Les connexions du 3e arc prébranchial avec les parties voisines du squelette viscéral sont très typiques et apportent une confirmation à l'idée que nous avons devant nous non seulement un arc prébranchial viscéral (le 3e arc de la série prébranchiale), mais un arc du type Cyclostome, qui possède, du moins en partie, les connexions très caractéristiques pour l'appareil branchial de ces animaux: nous avons vu que les arcs branchiaux des Cyclostomes se soudent avec le squelette axial et qu'ils forment une corbeille branchiale: nous voyons que l'arc Pr. m1 est soudé au crâne, qu'il possèdait une commissure ventrale (cartilage ventrolatéral), une commissure épitrématique postérieure (C. ept. M.) et une commissure épitrématique antérieure (C. ept.''). Du fait que nous ne pouvons pas constater l'existence chez l'animal adulte de la commissure hypotrématique, nous pouvons déduire que la partie ventrale de cet arc est atrophiée.

Avant d'en finir avec le troisième arc prébranchial, nous devons nous arrêter encore sur la question du nerf de ce segment viscéral. Nous avons dit que nous pouvons regarder comme tel le rameau maxillaire du second trijumeau (fig. 16 et 17, r. mx. V). Comme nous le verrons plus tard, ce nerf appartient réellement au segment en question de l'appareil viscéral des Cyclostomes. Mais en l'étudiant de plus près, nous voyons qu'il existe des différences essentielles entre lui et les nerfs typiques des arcs viscéraux, au moins en ce qui concerne sa position et ses rapports avec l'arc.

Nous savons que les nerfs typiques des arcs viscéraux des Cyclostomes passent en avant des arcs qui leur correspondent en longeant leur face médiale. Le nerf maxillaire du second trijumeau (fig. 17, r. mx. V) passe en arrière du point où le troisième arc prébranchial s'est soudé au crâne, et longe l'arc du côté latéral. Le fait que le nerf passe sur la face extérieure de l'arc viscéral ne présente pas une grande difficulté pour notre interprétation de la signification morphologique de l'arc en question, attendu que le rameau maxil-

laire du second trijumeau (fig. 17, r. mx. V), en sortant du crâne, passe sur la face médiale de l'anse suboculaire de la commissure épitrématique, c'est-à-dire qu'il se conduit d'abord comme un nerf branchial typique et ce n'est que plus loin qu'il passe à l'extérieur de l'arc.

Ce fait ne présente pas pour nous une difficulté, parce que nous savons qu'il existe chez les Cyclostomes des rameaux extérieurs des nerfs branchiaux (Jonston): nous pouvons admettre qu'au cours des modifications qui ont accompagné le changement de fonction du squelette viscéral, il s'est conservé non la partie médiale, mais la partie latérale du nerf viscéral du troisième segment prébranchial. Il est plus difficile de s'expliquer le fait que le nerf maxillaire du second trijumeau passe en arrière du point où l'apophyse Pr. m_1 s'attache au crâne axial, au lieu de passer en avant, quand nous savons que tous les nerfs viscéraux typiques de la lamproie passent en avant de leurs arcs viscéraux respectifs. Pourtant nous devons admettre d'après l'innervation de la musculature que ce nerf appartient au troisième et non pas au second segment prébranchial, et c'est à cause de cela que nous concluons que la position du nerf provient d'une modification secondaire. Je peux m'expliquer ce fait par la supposition suivante: si nous reconnaissons que le rameau maxillaire du second trijumeau est un nerf segmentaire viscéral (et il nous serait difficile de ne pas l'admettre), nous avons tout le droit de supposer que, chez les ancêtres des Cyclostomes, ce nerf était un nerf indépendant, partant du cerveau séparément du deuxième trijumeau entre le premier et le deuxième trijumeau des Cyclostomes modernes; selon toute probabilité, il passait alors en avant de son arc viscéral (troisième arc prébranchial). Mais au cours de l'évolution ce nerf se fusionna avec le second trijumeau pour former un seul nerf, de même que les nerfs viscéraux des arcs branchiaux postérieurs, en se fusionnant, ont formé le nerf vague. Dans la suite ce nerf se déplaça dans la direction caudale en conservant ses connexions avec son segment viscéral. Je suppose que ce procédé a eu lieu pendant les stades relativement très jeunes de l'évolution philogénétique des ancêtres des Cyclostomes, quand leurs arcs viscéraux antérieurs n'étaient

pas encore soudés au squelette axial. En ce cas nous pouvons nous figurer fort aisément que, lorsque le troisième arc prébranchial commença à s'unir avec le crâne, le nerf en question était déjà en voie de modification. Nous supposons donc que le déplacement du nerf s'effectua philogénétiquement avant que l'arc P. r. m_1 se fût soudé avec le crâne axial.

L'hypothèse que la fusion du rameau maxillaire du second trijumeau avec son rameau mandibulaire est chose très ancienne, se confirme par le fait que nous constatons cette fusion aussi chez les Gnathostomes, ce qui donne à penser que la fusion a eu lieu probablement dès l'époque même des ancêtres communs des Cyclostomes et des Gnathostomes, chez lesquels les arcs viscéraux étaient assurément libres et ne s'attachaient pas au crâne axial. Cette hypothèse explique, il nous semble, très naturellement les rapports particuliers qui existent entre le troisième arc prébranchial et son nerf.

Nous devons maintenant résoudre la question de ce que pourraient bien représenter les deux éléments du squelette buccal, c'est-à-dire le „cartilage latéral postérieur" (fig. 17, Pr. m_2) et le „cartilage latéral antérieur" (fig. 17, Pr. m_3), qui se trouvent chez la lamproie adulte en avant de la colonne antérieure de l'arc suboculaire (Pr. m_1.), dont il était question plus haut. D'après leur fonction, ces éléments sont des parties du squelette buccal, et il est à savoir s'ils se sont développés comme tels, ou bien s'ils avaient antérieurement une autre fonction et, par conséquent, une autre signification morphologique? Dans ce dernier cas nous devons nous demander s'il n'est pas possible que ces arcs soient des arcs viscéraux. La signification morphologique de ces conformations n'a guère été étudiée dans la littérature. W. K. Parker les interpréta comme des cartilages labiaux, „labial cartilage", et il est disposé à les homologiser avec les conformations homonymes des Amphibiens anoures.

Howes (1891), d'accord avec Huxley (1876), considère le cartilage postérieur (fig. 17, Pr. m_2) comme l'homologue du cartilage dit de Meckel et désigne le cartilage antérieur (fig. 17, Pr. m_3) du nom indifférent de „ventro-internal cartilage"; il homologise l'ensemble de ce cartilage, du cartilage styli-

forme et de l'anneau buccal de la lamproie avec les cartilages labiaux des Myxinoïdes et des Holocéphales. On pourrait croire que les auteurs mentionnés considéraient tous les éléments en question du squelette buccal du Pétromyzon comme des arcs viscéraux, puisque le cartilage dit de Meckel (Huxley, Howes) correspond à la partie ventrale de l'arc viscéral, et que les cartilages labiaux sont considérés par plusieurs comme des arcs viscéraux prémandibulaires. Mais il est assez difficile de préciser la signification morphologique qu'attribue réellement W. K. Parker aux conformations qu'il désigne sous le nom indifférent de „labial cartilage", attendu qu'il donne ce nom à des formations très hétérogènes, par exemple aux vrais cartilages labiaux des Sélaciens (dans le sens de Gegenbaur), ainsi qu'à des parties du squelette nasal qui n'ont aucun rapport avec le squelette viscéral. Howes ne nous dit pas s'il considère les cartilages labiaux des Sélaciens, auxquels il homologise les éléments buccaux en question des Cyclostomes, comme des arcs viscéraux rudimentaires. Il résulte de tout ce que nous venons de dire qu'il m'est parfaitement impossible de me ranger à l'opinion de Howes et de Huxley, qui admettent que le cartilage Pr. m_2 correspond au cartilage dit de Meckel des Gnathostomes, mais je pense que les cartilages latéraux antérieurs et postérieurs sont des arcs viscéraux modifiés.

En étudiant ces conformations (fig. 17, Pr. m_2, Pr. m_3) sans idée préconçue et en les comparant aux pièces squelettiques qui leur font immédiatement suite dans la direction caudale, nous y trouvons une grande ressemblance avec les arcs viscéraux, et il est difficile de ne pas admettre que les éléments A. br. 1, HB, MB+MB_1, Pr. m_1, Pr. m_2, Pr. m_3 sont des conformations du même ordre, c'est-à-dire des éléments squelettiques homodynames, autrement dit des arcs viscéraux. Comme on le voit sur la fig. 17, les formations en question (Pr. m_2, Pr. m_3) se présentent sous la forme de tiges cartilagineuses assez courtes et épaisses, qui ont la même position transversale par rapport à l'axe du corps que les arcs branchiaux, et les mêmes rapports de situation au squelette axial et au tube digestif, ici à la cavité buccale, que ces derniers; elles sont aussi séparées par les mêmes intervalles que les arcs

branchiaux (A. br_1, A. br_2). Ainsi nous pouvons dire que leur position, leur forme et leurs rapports aux parties voisines appuient l'opinion ci-dessus émise. Je conclus donc que les cartilages latéraux antérieur et postérieur du Pétromyzon (Pr. m_2, Pr. m_3, fig. 17) représentent deux arcs viscéraux antérieurs, savoir, le 4e (Pr. m_2) et le 5e (Pr. m_3) arcs prébranchiaux.

L'étude des arcs viscéraux antérieurs nous montre que plus ils se trouvent placés rostralement, plus ils sont modifiés et à certain point atrophiés, mais nous voyons aussi que les modifications secondaires de tous ces arcs ont un caractère analogue. La différence entre les arcs viscéraux antérieurs et postérieurs, c'est-à-dire entre les arcs modifiés et ceux qui ont conservé leur caractère d'arc branchial, consiste d'abord en ce que les arcs antérieurs (en commençant par le 1er arc prébranchial) sont devenus plus forts et plus épais: ce fait s'explique parfaitement par le changement de fonction qu'ils ont subi en se transformant en éléments mobiles du squelette buccal; les parties buccales des Gnathostomes, c'est-à-dire les arcs mandibulaire et hyoïdien, se sont modifiées précisément dans le même sens. L'accroissement de leur masse est parfaitement compréhensible si nous tenons compte de la fonction mécanique des éléments buccaux des Cyclostomes et des Gnathostomes et du fait qu'ils servent de point d'insertion des muscles très forts qui servent à les mettre en mouvement.

En second lieu, les arcs antérieurs se distinguent des arcs typiques en ce que leurs parties ventrales se montrent d'autant plus atrophiées, qu'elles se trouvent plus rostralement placées: il s'ensuit que les commissures horizontales sont plus développées dans les arcs postérieurs que dans les arcs antérieurs.

L'arc Pr. m_2, „le cartilage postérieur latéral" des auteurs, se rattache à l'extrémité ventrale de l'arc viscéral Pr. m_1 par l'intermédiaire de la bande longitudinale C. ept′ (fig. 17). Nous avons vu que l'apophyse Pr. m_1 (ethmopalatinum + prepalatinum de W. K. Parker) représente la partie dorsale du 3e arc prébranchial; cela posé, cette bande longitudinale doit, d'après sa position, correspondre à une commissure épitrématique (C. ept′), entre le 3e et le 4e arcs prébranchiaux.

Je ne crois pas que l'on puisse douter que cette bande ne soit réellement homodyname à l'une des commissures horizontales, épi- ou hypotrématique, des arcs branchiaux typiques. Mais on pourrait dire qu'il n'est pas encore démontré que nous ayons affaire à une commissure épitrématique et non à une commissure hypotrématique, attendu que la fente branchiale extérieure fait défaut. On doit admettre que dans ce cas nous ne pouvons juger que d'après la position de la bande en question (C. ept″) dans la série des commissures longitudinales; d'après ce criterium, elle appartient aux formations épitrématiques. Nous ne trouvons pas de commissures horizontales entre le 4e et le 5e arc prébranchiaux.

Ainsi nous avons admis que les deux éléments susdits (Pr. m_2, Pr. m_3, fig. 17) du squelette buccal de la lamproie sont de vrais arcs viscéraux qui, ayant perdu leur caractère branchial et acquis une nouvelle fonction, celle de squelette buccal, se sont modifiés en conséquence.

A une telle opinion on pourrait opposer les considérations suivantes. Premièrement nous savons que la partie antérieure du squelette buccal n'apparaît que très tard dans l'ontogénèse; ainsi, chez un Ammocète parfaitement développé, nous ne trouvons jamais que le 3e arc prébranchial (fig. 16): par conséquent nous devons admettre que les éléments du squelette viscéral qui s'étendent à sa face rostrale se développent seulement pendant la métamorphose. En ce qui me concerne, je ne crois pas que cette apparition retardée puisse être considérée comme une objection sérieuse contre notre interprétation de ces pièces paires du squelette buccal comme formations palingénétiques. L'opinion selon laquelle tout organe philogénétiquement ancien doit absolument apparaître très tôt dans l'ontogénèse était très répandue parmi les auteurs. Or nous savons présentement que dans beaucoup de cas les choses ne se passent pas, et ne peuvent pas se passer, de cette manière. Déjà Mehnert a fait remarquer dans ses travaux qu'il arrive souvent que des organes très anciens philogénétiquement, quand ils se trouvent par exemple en voie de réduction, éprouvent un retard dans leur développement. Dans d'autres cas un tel retard est dû à la cénogénèse, ou à l'adaptation embryonnaire ou larvaire; c'est probablement

ce cas que nous avons chez les Cyclostomes dans le retard du développement de la partie antérieure de leur squelette buccal. Ainsi j'admets que le stade de l'Ammocète est un stade cénogénétique dans le développement du Pétromyzon, et que la modification cénogénétique de l'organisation consiste en particulier en ce qu'il s'effectue un retard dans l'apparition de toute une série d'éléments squelettiques de la bouche, en sorte que le squelette buccal de l'Ammocète ne présente qu'une partie seulement (comp. les fig. 16 et 17) de celui des formes adultes. Le développement excessif de la plaque ventrolatérale (C. v. l., fig. 16) et ses rapports avec le premier et le second arc prébranchiaux doivent être considérés aussi comme des cénogénèses.

En second lieu, on pourrait alléguer contre la nature viscérale des pièces squelettiques que nous avons désignées comme les arcs prébranchiaux 3, 4 et 5, le fait qu'il n'existe pas entre eux de fentes branchiales. Je crois pourtant qu'en tenant compte du changement de fonction qu'ont subi les arcs viscéraux antérieurs du Pétromyzon en perdant complètement leur fonction respiratoire, on ne peut vraiment pas admettre que les fentes viscérales puissent se conserver dans cette région. Nous devons remarquer que la réduction des fentes viscérales s'était effectuée chez les Cyclostomes à un plus grand degré que chez les Gnathostomes. Chez tous les Poissons, durant leur vie embryonnaire, la fente spiraculaire ou hyoïdienne se montre percée précisément de la même manière que les vraies fentes branchiales, et chez plusieurs groupes de Poissons l'évent reste ouvert également dans leur état adulte. La fente viscérale correspondante des Cyclostomes ne se développe que jusqu'au stade d'une poche viscérale entodermique qui ne s'ouvre jamais, même à l'état embryonnaire. Nous pouvons aussi dire que les arcs viscéraux entre lesquels, chez les Cyclostomes, cette poche hyoïde ou spiraculaire est située (1er et 2^{e} arcs prébranchiaux) présentent plus de ressemblance avec les vrais arcs branchiaux que les arcs, le 3^{e}, 4^{e} et 5^{e} arcs prébranchiaux, qui se trouvent à leur face rostrale. Il va sans dire que les fentes branchiales qui correspondaient à ces arcs très modifiés se sont plus atrophiées que la fente hyoïdienne.

On peut aussi dire que les deux arcs antérieurs (fig. 17, Pr. m_2, Pr. m_3) n'ont pas de nerfs viscéraux propres, et en effet cette région est innervée par la branche maxillaire du trijumeau II (r. mx. V_2). Plus loin nous verrons que nous sommes fondés à admettre que ces ancêtres des Cyclostomes possédaient précisément dans cette région de la tête des nerfs viscéraux qui sont atrophiés chez les formes contemporaines.

Il existe encore dans cette région de la tête de la lamproie des pièces squelettiques dont nous n'avons pas fait mention jusqu'ici, et dont la signification n'est pas claire. Ainsi il est très difficile de dire ce que représentent réellement les formations dites cartilages styliformes (fig. 17, Sty. C.). On pourrait bien la considérer par analogie comme les restes d'une paire d'arcs prébranchiaux: la forme de ces cartilages, et le fait qu'ils sont pairs et qu'ils s'étendent sur les côtés du pharynx, s'accordent avec cette supposition; mais la position et les rapports de situation aux parties voisines ne la confirment pas, car ce cartilage ne se trouve pas placé transversalement à l'axe du corps comme le sont les vrais arcs branchiaux, mais est à peu près horizontal. Par conséquent sa signification n'étant pas claire, je laisse la question présentement ouverte.

A la face rostrale de toutes ces formations se trouve l'anneau buccal cartilagineux qui entoure la bouche de la lamproie (fig. 17, C. An.). Je crois que cette partie du squelette représente un vrai squelette buccal et n'appartient en aucune manière au squelette viscéral, c'est-à-dire au squelette primordial des arcs branchiaux. Dans ce cas, il serait à savoir si c'est là une formation nouvelle, propre aux Cyclostomes, ou une formation palingénétique, héritée des cordes primitives.

Nous devons convenir que nous avons trop peu de faits pour résoudre ce problème. Quant à moi, j'incline plutôt vers l'opinion que nous avons affaire à une formation palingénétique et je pense que l'existence de l'anneau buccal chez l'Amphioxus peut appuyer cette supposition.

De même nous n'avons pas encore parlé de la signification des deux cartilages dorsaux (cartilago dorsalis posterior et cartilago dorsalis anterior, fig. 17, C. d. p. et C. d. a.) et des deux cartilages ventraux impairs, c'est-à-dire du cartilage antérieur qui est plus petit (cartilago mediale ventrale) et du

postérieur qui est plus grand (cartilago linguale). En ce qui concerne les deux cartilages dorsaux, nous ne trouvons aucune partie squelettique dans la tête du Pétromyzon qui leur soit homodyname; plus tard, en comparant les Cyclostomes aux Gnathostomes, nous essayerons d'élucider la signification de ces parties du squelette de la tête de la lamproie.

Quant aux deux cartilages ventraux, il serait très intéressant de poursuivre leur développement, ce que je n'ai pas pu faire. Dans le cas où ces deux cartilages proviendraient de la plaque ventrolatérale de l'Ammocète (fig. 14, C. v. l.), ce qui, d'après leur position, est fort possible, leur homodynamie avec le système des commissures ventrales serait toute évidente. Or, n'ayant pas les moyens d'étudier leur développement, je ne puis résoudre cette question.

En finissant notre description du développement et de la structure du squelette axial et viscéral de la lamproie, nous voyons que les résultats auxquels nous sommes arrivés diffèrent essentiellement de ceux de nos devanciers. Nous reviendrons encore plusieurs fois aux conséquences théoriques qui en découlent, dans la partie de ce travail consacrée à l'étude de la musculature, où nous trouverons la confirmation de quelques-unes de nos conclusions qui n'ont, jusqu'à un certain point, qu'une valeur encore hypothétique.

Avant de terminer cette partie, je me permets de résumer très brièvement les résultats obtenus.

En étudiant la morphologie du crâne de la lamproie, nous nous sommes convaincus que le crâne axial s'est arrêté à un stade très primitif dans son évolution philogénétique. Nous avons vu que le crâne cérébral se développe exclusivement aux dépens des éléments parachordaux, c'est-à-dire des plaques parachordales postérieures et antérieures (avec leurs cornes parachordales *). Nous ne trouvons pas dans le crâne neural, s. cérébral, de région trabéculaire, aux dépens de laquelle chez les Gnathostomes

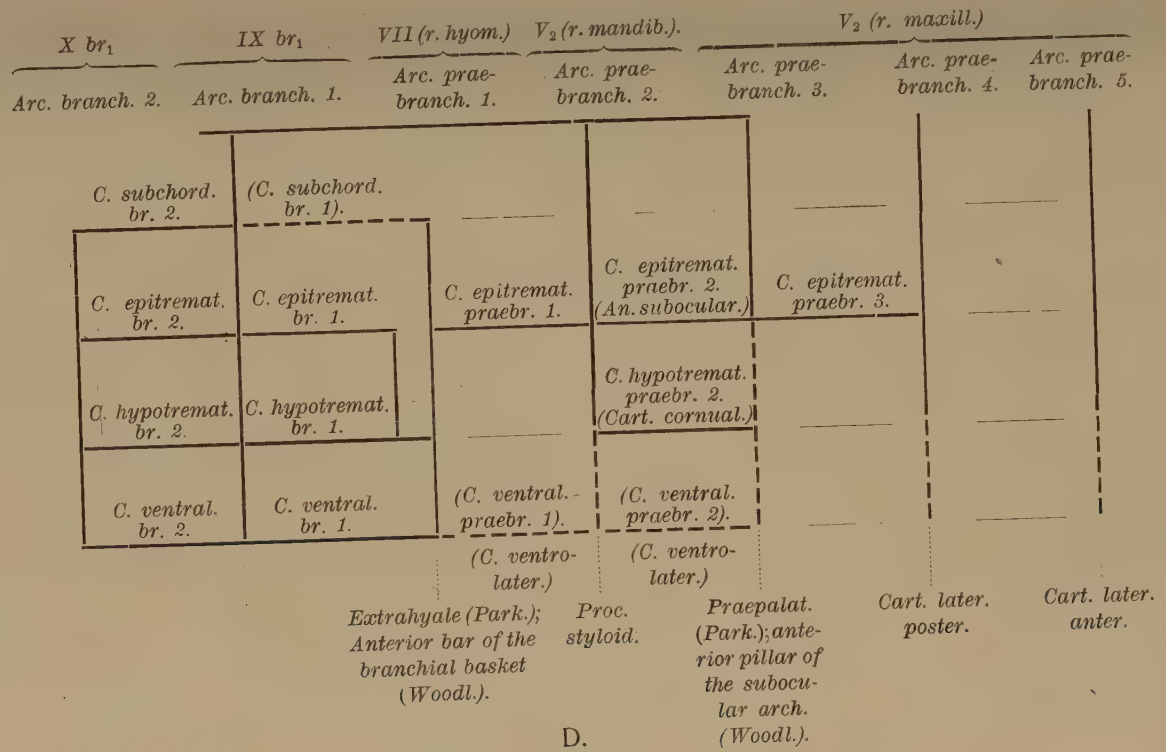
*) La question de la formation des éléments alisphénoïdes reste ouverte, faute de données.

se développe toute la partie antérieure du crâne cérébral (neurocranium). Selon la terminologie de Gegenbaur, ce crâne est seulement un crâne „chordal" et ne contient pas d'éléments „préchordaux". Ce crâne chordal est en outre plus primitif que le crâne des Gnathostomes, parce que la région occipitale, c'est-à-dire la région étendue en arrière du nerf vague, lui fait défaut. Tout le crâne est d'origine segmentaire, c'est-à-dire se développe des sclérotomes d'un nombre relativement peu considérable de segments céphaliques (miotomes I—V, selon Kolzov). Les capsules cartilagineuses des organes des sens présentent également des caractères excessivement primitifs: les capsules auditives conservent en grande partie leur forme ovoïde embryonnaire et ne sont que faiblement soudées au crâne axial. La capsule olfactive impaire qui se trouve en avant du bout de l'extrémité antérieure du crâne chordal ne se soude pas à la corbeille crânienne, ce qui est l'indice d'une organisation inférieure. Nous sommes fondés à pouvoir supposer que primitivement les capsules olfactives étaient paires et que leur concrescence est une modification secondaire causée par la formation d'une cavité que nous ne trouvons pas chez les Gnathostomes, la nasohypophysaire, et de son orifice impair *). Dans cette cavité s'ouvrent les orifices nasaux pairs et le canal de l'hypophyse de l'Ammocète développé. La structure du squelette axial de la tête du Pétromyzon est modifiée par sa fusion avec les éléments du squelette viscéral: en arrière de la capsule auditive s'attache au crâne le premier arc branchial, et en avant de cette capsule le second et le troisième arcs prébranchiaux.

En passant au squelette viscéral, nous devons faire remarquer que nous avons trouvé un

*) L'orifice nasal des Cyclostomes, d'après la nomenclature des auteurs.

nombre relativement très considérable d'arcs viscéraux, pas moins de douze, dont sept arcs postérieurs appartiennent à la région branchiale et se présentent comme des arcs branchiaux typiques, et cinq arcs viscéraux antérieurs (prébranchiaux) sont devenus des parties du squelette buccal. Les fentes branchiales de la partie antérieure de la tête se sont atrophiées et les arcs viscéraux (1er... 5^{e} arcs prébranchiaux) ont modifié leur structure. Le squelette branchial proprement dit est construit d'après un type particulier, essentiellement différent de celui des Gnathostomes. Les arcs, qui ne sont pas subdivisés comme les arcs des Gnathostomes, ont une position superficielle par rapport aux nerfs et aux vaisseaux sanguins et possèdent tout un système particulier de commissures longitudinales (horizontales) superficielles. Ces commissures cartilagineuses subcordales, épitrématiques, hypotrématiques et ventrales forment avec les arcs un treillage branchial très caractéristique pour des Cyclostomes (corbeille branchiale). Une conséquence importante de nos recherches est d'avoir réussi non seulement à ramener les parties paires du squelette buccal du Pétromyzon qui s'étendent en avant de la première fente branchiale aux éléments du squelette viscéral, c'est-à-dire au système des arcs branchiaux, mais aussi de pouvoir démontrer l'existence des commissures cartilagineuses entre les arcs viscéraux de la région antérieure (prébranchiale) de la tête. Ceci nous prouve que le squelette buccal des Cyclostomes provient non de cinq arcs viscéraux antérieurs non différenciés, mais bien de la partie antérieure du squelette viscéral modifiée d'après le type des Cyclostomes, c'est-à-dire métamorphosée en treillage branchial.


X br1
IX br1
VII (r. hyom.)
V2 (r. mandib.).
V2 (r. maxill.)
Arc. branch. 2.
Arc. branch. 1.
Arc. praebranch. 1.
Arc. praebranch. 2.
Arc. praebranch. 3.
Arc. praebranch. 4.
Arc. praebranch. 5.
C. subchord. br. 2.
(C. subchord. br. 1).
C. epitremat. br. 2.
C. epitremat. br. 1.
C. epitremat. praebr. 1.
C. epitremat. praebr. 2. (An. suboculär.)
C. epitremat. praebr. 3.
C. hypotremat. br. 2.
C. hypotremat. br. 1.
C. hypotremat. praebr. 2. (Cart. cornual.)
C. ventral. br. 2.
C. ventral. br. 1.
(C. ventral. praebr. 1).
(C. ventral. praebr. 2).
(C. ventrolater.)
(C. ventrolater.)
Extrahyale (Park.); Anterior bar of the branchial basket (Woodl.).
Proc. styloid.
Praepalat. (Park.); anterior pillar of the suboculär arch. (Woodl.).
Cart. later. poster.
Cart. later. anter.

D.

3. Développement des muscles viscéraux de l'Ammocète.

J'ai entrepris mes recherches sur la musculature viscérale de l'Ammocète après avoir étudié le développement du squelette du Pétromyzon; l'étude de la littérature concernant le développement et la structure de la musculature des Cyclostomes, m'a montré que seul le développement de la musculature pariétale, c'est-à-dire des miotomes et de leurs dérivés, a été étudié suffisamment, tandis que les recherches sur le développement de la musculature viscérale n'ont été faites que très superficiellement. Le développement des muscles branchiaux proprement dits a été décrit par A. Dohrn en 1884, mais celui de la musculature viscérale de la partie antérieure de la tête ne l'a été par personne. Les résultats de mes recherches sur le développement de ces muscles de l'Ammocète concordent parfaitement avec les conclusions théoriques sur le développement du squelette et du système nerveux des Cyclostomes auxquelles nous sommes arrivés dans la partie précédente de ce travail.

D'après Dohrn, la première ébauche de la musculature branchiale de la tête (Muskelschlauch) apparaît en arrière de chaque arc branchial cartilagineux; on pourrait dire qu'elle se trouve à la face médio-caudale de l'arc. Cette ébauche musculaire, que nous pouvons désigner d'après sa position comme un m. constrictor branchialis primarius, se partage au cours du développement ultérieur en deux parties: l'une, médiale, que Dohrn désigne comme m. adductor et l'autre, latérale, qui représente le m. constrictor. Je ne peux que confirmer ces observations de Dohrn, en sorte que je ne m'étends pas sur la question du développement des muscles strictement branchiaux. Pour illustrer seulement leur position, je donne la figure 8 dans le texte, qui représente une reconstruction, d'après une série de coupes transversales dans la région du second arc branchial, d'un Ammocète de 32 jours, c'est-à-dire dans un stade où le m. constrictor primarius dont nous avons parlé tout à l'heure s'est déjà segmenté en des muscles branchiaux isolés.

J'ai reconstruit les muscles viscéraux et le second arc branchial qui sont dessinés dù côté rostral. La musculature somatique, le système nerveux central, la corde et les feuillets branchiaux sont marqués sur la figure d'après une des coupes transversales. Nous voyons sur la fig. 8 que l'arc branchial fortement courbé s'applique à la corde dans sa partie dorsale et que sa partie ventrale est située à la face médiale de la musculature hypobranchiale (Hyp. br.). Les courbures de l'arc branchial dans la direction rostrale et caudale ne sont pas représentées sur cette figure, car on les voit distinctement sur les reconstructions faites d'après les coupes sagittales, par exemple sur la reconstruction fig. 15.

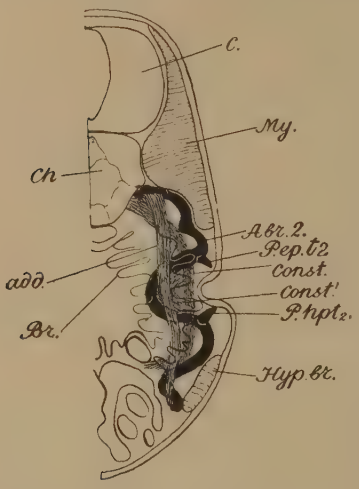


Fig. 8. Reconstruction d'après les coupes transversales du deuxième arc branchial et de la musculature viscérale de cet arc. Notations comme sur les planches.

Il est à signaler que l'arc est fortement recourbé médialement dans sa partie moyenne, juste en face de l'orifice branchial extérieur; les apophyses hypo- et épitrématiques (P. ept_2, P. hpt_2) partent de l'arc branchial du côté dorsal et ventral de l'orifice branchial extérieur. A la face caudale de l'arc et à l'extérieur du sac branchial passe la couche du constrictor branchialis, dont les fibres musculaires sont dirigées pour la plupart dorso-ventralement, parallèlement à la périphérie des parois du corps. Sur le côté dorsal ce muscle s'attache au tissu conjonctif qui entoure la corde et sur son côté ventral aux parois de la cavité où se trouve la glande thyroïdienne. En somme ce muscle se présente comme une mince et large bande musculaire, placée à la face médiale et caudale de l'arc branchial. Une certaine partie de cette bande, précisément celle qui se trouve dans la proximité immédiate de l'orifice branchial extérieur, est un peu plus différenciée: ses fibres mus-

culaires passent parallèlement à la partie concave de l'arc entre les apophyses épi- et hypotrématiques; la fonction de cette partie semble être de fermer l'orifice branchial extérieur.

A la face rostrale de l'arc branchial se place la deuxième partie de la musculature branchiale de cet arc, c'est-à-dire le muscle adducteur (m. adductor branchialis, M. ad. b.). Ce muscle suit la face intérieure du septum branchial et se trouve à la face médiale du constrictor. Les relations réciproques de ces deux muscles sont plus distinctes sur les coupes frontales, donc nous allons nous occuper tout de suite. L'adducteur se présente comme un mince faisceau dont les fibres sont dirigées dorsoventralement. Dorsalement ces fibres s'attachent à la partie supérieure de l'arc branchial (fig. 8, M. ad.), ventralement elles se relient à la commissure ventrale entre les arcs branchiaux.

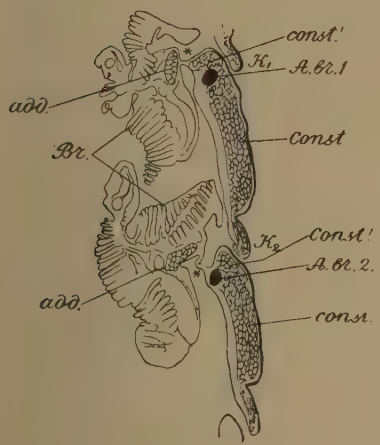


Fig. 9.

Partie de la coupe frontale par la région branchiale d'un Ammocète développé. Notations comme sur les planches.

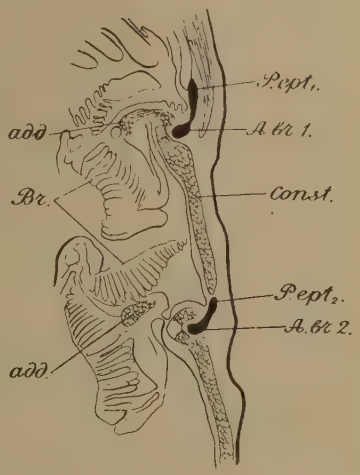


Fig. 10.

Partie de la coupe frontale par la même région (même série que sur la fig. 9). Notations comme sur les planches.

Les fig. 9 et 10 dans le texte sont faites d'après une série de sections frontales de l'Ammocète à un stade sen-

siblement plus avancé. Les muscles se sont agrandis, mais leur différenciation n'a pas beaucoup avancé. Le constrictor a fortement grossi; nous n'en voyons qu'une partie au niveau où passe la section fig. 9 et nous l'avons désignée comme Const'; cette partie se trouve à la face latérale de l'arc. On voit sur la même figure la position du m. adductor (M. add.) qui passe sur la face médiale de l'arc viscéral. Le septum branchial qui sépare les deux sacs branchiaux voisins est muni de prolongements qui soutiennent les feuillets branchiaux (Br.); il se rattache à l'arc branchial au moyen d'une double membrane très mince; nous voyons sur la fig. 9 dans le texte que ce muscle (M. add.) se trouve sur la face médiale de cette membrane.

La section représentée sur la fig. 10 dans le texte passe plus dorsalement que celle de la fig. 9, juste au niveau des apophyses épitrématiques (P. ept_1 et P. ept_2). Nous y voyons les mêmes muscles (const., add.). Mais, dans cette région, le m. constrictor passe sur la face médiale de l'arc branchial (A. br_1, A. br_2) et du processus épitrématique. D'autre part, on voit que, dans le premier arc branchial, ces deux muscles s'entretouchent, ce qui est parfaitement compréhensible, étant donné qu'ils proviennent d'une seule et même ébauche.

Tels sont les traits généraux du développement et de la structure de la musculature branchiale propre de l'Ammocète. Au point de vue morphologique, il est intéressant que les muscles branchiaux sont parfaitement métamères dès le commencement de leur développement et que leur métamérie correspond à celle des arcs et des sacs branchiaux. D'autre part il est très intéressant au point de vue de la question de la métamérie viscérale de comparer le développement de la musculature branchiale proprement dite avec celui de la musculature viscérale de la partie antérieure de la tête, à laquelle je vais passer.

La fig. 18 nous représente la reconstruction d'un stade encore très jeune, faite d'après une série de coupes sagittales. Nous y voyons le cerveau (C_1, C_2, C_3), l'œil (Oc.) et l'oreille (Au.) avec le ductus endolymphaticus; le nerf trijumeau I (V_1) avec son rameau ophalmique (Oph.) et le trijumeau II avec le

rameau mandibulaire médial (r. md. m. V) et le rameau maxillaire (r. mx. V); le nerf facial (VII) passe en avant du premier sac branchial, entre lui et le sac hyoïdien; le nerf glossopharyngien (IX) se dirige vers le premier arc branchial; enfin nous voyons le nerf vague (X) avec le ganglion latéral (X l) et les six ganglions branchiaux ($X_1 - X_6$). Est à remarquer la petite excroissance sur la face ventrale du ganglion ophtalmique (V_1) (fig. 18, *), que l'on pourrait considérer comme un rameau nerveux rudimentaire. Mais je n'ai pas vu de fibres nerveuses partir de ce prolongement. Belogolowy (1911) décrit dans cette région chez l'Ammocète un ganglion indépendant, mais A. Goette considère la conformation décrite par Belogolowy comme une placode du trijumeau I. J'ai vu entre le premier et le second trijumeau une formation rappelant quelque peu ce que décrit Belogolowy, mais, malgré des recherches scrupuleuses dans différents stades, je n'ai pas pu me convaincre de la nature nerveuse de cette conformation; donc, je ne puis pas confirmer les observations de Belogolowy, quoique théoriquement je considère l'existence d'un rameau du trijumeau I en ce lieu comme parfaitement probable.

Nous voyons encore sur la reconstruction sept sacs branchiaux (S. br.$_1$—S. br.$_7$), qui à ce stade ne s'ouvrent pas encore à l'extérieur. Les arcs branchiaux (A. br. 1, A. br. 2, A. br. 3...) sont situés dans les intervalles entre les sacs (S. br$_1$, S. br$_2$). Le premier sac branchial (S. br.$_1$) se trouve sous l'oreille (Au.), un peu en arrière; dans l'intervalle, entre le premier et le second sac branchial, se trouve le premier arc branchial (A. br. 1), en avant passe le nerf glossopharyngien; plus en arrière, à la face caudale des sacs qui leur correspondent, s'étendent les arcs branchiaux 2—6 (fig. 18, A. br. 2—A. br. 6).

En avant du premier arc branchial et séparé de lui par une invagination entodermique, se trouve le sac dit hyoïdien ou spiraculaire (premier sac prébranchial). L'arc situé en avant de lui, le 1er arc prébranchial, n'est pas encore formé. Le nerf facial se trouve dans les mêmes relations topographiques avec ce sac que le nerf glossopharyngien avec le 1er sac branchial et les nerfs branchiaux avec les sacs branchiaux, 2—7 (fig. 18). On voit clairement sur la reconstruction que le 1er sac prébranchial (hyoïdien), qui, comme on sait, ne s'ouvre

jamais à l'extérieur chez les Cyclostomes et qui est par conséquent plus atrophié que celui des Elasmobranches, est pourtant parfaitement homodyname avec les vrais sacs branchiaux.

Dans ce stade du développement, l'invagination orale s'est déjà formée et la paroi postérieure ectodermique de cette invagination s'applique intimement à la paroi antérieure entodermique de la partie branchiale de l'intestin (septum pharyngeal). Nous savons que le velum de l'Ammocète provient de ce septum, et que la perforation de la partie médiale du septum pharyngeal forme l'orifice du velum. Dans ce stade, cet orifice n'est pas encore formé. L'orifice de l'invagination orale (M.) n'est pas large dans sa partie antérieure, mais plus en arrière elle s'élargit brusquement, formant deux évaginations latérales (S. pr. h., fig. 18) dirigées vers l'épiderme. Ces deux évaginations ressemblent beaucoup aux sacs branchiaux. En arrière de cette évagination de la paroi buccale (S. pr. h.) passe le nerf mandibulaire (r. md. m. V), en avant le nerf maxillaire (r. mx. V) du trijumeau. Je considère cette évagination comme une conformation qui correspond à la première fente viscérale prémaxillaire (préspiraculaire) des Gnathostomes (2e sac prébranchial). Woskoboïnikov (1910) trouve cette évagination buccale préspiraculaire couverte aussi d'un épithelium ectodermique chez les Poissons et la considère comme l'homodyname d'une vraie fente branchiale. Dans les deux cas, nous avons une ressemblance frappante avec les sacs branchiaux; elle se manifeste dans la position, dans les rapports aux nerfs et dans le squelette (Woskoboïnikov). Une différence essentielle se porte sur le caractère du revêtement épithélial: ce revêtement est entodermique dans les sacs branchiaux typiques et dans le sac spiraculaire, et ectodermique dans la fente préspiraculaire (S. pr. h.).

Mais nous pouvons facilement nous figurer que primitivement, chez les ancêtres des Cyclostomes et des Gnathostomes, la partie antérieure de l'intestin où se formaient les fentes branchiales antérieures (atrophiées chez les Cyclostomes et Gnathostomes modernes) était couverte d'entoderme, et que, chez leurs ancêtres communs, chez les Protocraniotes, le stomodaeum ectodermique était bien moins développé que

chez les formes modernes. Quand les fentes branchiales se fermèrent, le développement progressif du stomodaeum amena une accélération de son apparition, en sorte qu'il était déjà formé dans le stade ontogénétique où dans le mésoderme s'effectuait les processus de la formation des anciennes fentes branchiales antérieures, qui avient déjà perdu leurs fonctions respiratoires. Donc ce fait que l'évagination S. pr. h. est revêtue d'ectoderme, ne peut pas, à ce que je crois, contredire la supposition ci-dessus émise, à savoir que le sac buccal (fig 18 S. pr. h.) est le reste d'une fente branchiale préspiraculaire. Nous nous trouvons devant un cas typique de méthorise (Schimkewitch). Ainsi, nous arrivons à la conclusion que dans l'embryogénie des Cyclostomes apparaissent neuf sacs branchiaux, à savoir: les sept sacs branchiaux vrais qui correspondent d'après leur squelette et leurs nerfs (n. glossopharyngien et rameaux branchiaux 1—6 du n. vague) aux sacs branchiaux de Sélaciens inférieurs (Heptanchus), le 1er sac prébranchial (spiraculaire) qui est l'homologue de la fente spiraculaire des requins (nerv. facial), et le 2^{e} sac prébranchial (préspiraculaire, rameau mandibulaire du nerf trijumeau).

La signification des sacs branchiaux ainsi posée, nous pouvons passer à la description de la musculature branchiale Les ébauches de la musculature branchiale non différenciée (Const. P_1 — Const. P_4) font chacune immédiatement suite aux quatre premiers arcs branchiaux; en arrière du cinquième et du sixième arcs elles n'apparaissent pas encore. Elles se présentent comme de minces et larges plaques musculaires (Const. P_2, Const. P_3...), dont les fibres se dirigent verticalement. Dans ce stade, chaque faisceau musculaire (constrictor primarius) s'étend en arrière de l'arc branchial qui lui correspond. Les m. m. adductores ne sont pas encore séparés de ces m. m. constrictores primarii. La figure 18 nous montre que la position et la forme de ces ébauches musculaires sont très caractéristiques: chaque ébauche est placée en arrière de l'arc, sur la face rostrale de la paroi du sac branchial qui se trouve également en arrière de l'arc.

En avant du premier sac branchial devrait être situé l'arc hyoïdien, qui ne s'est pas encore développé. Mais l'ébauche musculaire hyoïdienne (Const. H.) est tout à fait pareille dans sa forme et sa position aux ébauches des muscles branchiaux et s'étend sur la face rostrale du premier sac branchial. Cette ébauche correspond évidemment aux constrictores branchiales primarii des arcs branchiaux, et nous pouvons la désigner d'après sa position comme le m. constrictor praebranchialis 1.

En avant du sac hyoïdien, entre lui et le sac prespiraculaire, apparaît l'ébauche musculaire Vl. pr. (fig. 18), qui donne naissance à la musculature profonde du velum. Cette ébauche occupe la même position dans la série des métaméres viscèraux que les muscles branchiaux typiques, c'est-à-dire qu'elle est placée entre le premier sac prébranchial (spiraculaire) et le sac préspiraculaire, et est innervée par le rameau du nerf trijumeau II de la même manière que le 1er muscle prébranchial (hyoïdien) est innervé par le nerf facial et les muscles branchiaux par les rameaux des nerfs glossopharyngien et vague. Ses fibres musculaires ont la même direction que ceux des m. m. constrictores primitivi.

Les différences principales se portent sur les faits que l'ébauche en question est située beaucoup plus profondément et qu'elle est plus longue et plus recourbée dans sa partie ventrale que les m. m. constrictores primarii. D'après sa position, ses rapports aux parties voisines et son innervation nous avons certainement affaire à un muscle viscéral segmental, homodyname aux muscles branchiaux typiques, mais je ne crois pas que nous ayons le droit de le comparer au m. constrictor primarius entier d'un segment branchial typique.

En comparant la première apparition de ce muscle (fig. 18, Vl. pr.) avec ce que j'observe dans les stades ultérieurs du développement des muscles branchiaux typiques (fig. 20, add.), je trouve dans chaque branchie un faisceau musculaire mince et profond, occupant précisément la même position: ce sont les m. m. adductores, qui se séparent comme nous l'avons dit des m. m. constrictores primitivi. Par conséquent je crois que le muscle profond du velum de ce stade n'est autre chose que l'homodyname du m. adductor branchialis des branchies ty-

piques, c'est-à-dire le m. adductor praebranchialis 2. Mais je ne peux pas trouver en ce stade d'homodyname du m. constrictor branchialis superficiel du segment viscéral en question (2e segment prébranchial).

En avant de ce muscle, à la face rostrale du 2e sac prébranchial se trouvent encore deux muscles que nous devons également considérer, d'après leur position et leur innervation, comme appartenant à la musculature viscérale (primitivement branchiale) de la partie antérieure de la tête. Je les désigne sous le nom indifférent de muscles buccaux postérieurs. L'un de ces muscles est le muscle buccal postérieur profond (m. buccalis posterior profundus Bc_1); il se présente comme un faisceau musculaire d'un volume assez considérable, dont les fibres se dirigent dorsoventralement, c'est-à-dire dans le même sens que ceux des m. m. constrictores primarii; ils divergent comme les rayons d'un éventail et atteignent presque l'œil. Ce muscle s'étend en avant de la 2e fente prébranchiale (S. pr. h.), c'est-à-dire occupe la même position que le muscle profond du velum (Vl. pr., fig. 18) et les m. m. adductores branchiales (add., fig. 20), et est innervé par les branches du rameau maxillaire du nerf trijumeau II. En résumant toutes ces données, je suis porté à croire que ce muscle représente l'homodyname des muscles branchiaux profonds et qu'il appartient au troisième segment prébranchial.

Il est plus difficile de déterminer la signification du muscle buccal postérieur superficiel (m. buccalis superficialis, Bc. S., fig. 18) car il diffère plus considérablement des muscles branchiaux typiques que les muscles dont nous venons de parler. C'est un faisceau musculaire mince et superficiel qui s'étend (fig. 18, Bc. S.) dans la même région que le muscle buccal postérieur profond, latéralement à ce dernier. Mais la direction de ses fibres diffère de celle de ce dernier muscle et des muscles branchiaux typiques, car ces fibres se dirigent obliquement dans le sens dorso-caudal et croisent celles du muscle buccal postérieur. Dans les stades ultérieurs, ce muscle croît encore plus en arrière et la direction de ses fibres devient presque horizontale (fig. 19, Bc. s.). Je crois que de tous ces faits nous pouvons conclure que l'agrandis-

sement du muscle et le changement de la direction de ses fibres ne sont qu'une modification secondaire et que le caractère primitif est conservé dans le stade du développement plus jeune. Or, ceci nous mène à la conclusion que la direction primitive des fibres du muscle buccal superficiel était la même que celle du muscle buccal profond et que, par conséquent, étant donné les rapports de situation entre ce muscle superficiel et le muscle profond, ce muscle buccal superficiel représente le m. constrictor du 3e segment prébranchial viscéral et est homodyname aux m. m. constrictores des segments branchiaux postérieurs (fig. 20, Const.).

Ainsi nous avons dans le 3e segment prébranchial les deux muscles typiques pour l'arc viscéral branchial: le m. constrictor praebranchialis 3 (muscle buccal superficiel) et le m. adductor praebranchialis 3 (muscle buccal postérieur profond).

Nous sommes ainsi conduits à la conclusion importante que, dans les stades jeunes du développement de l'Ammocète, toute la musculature viscérale de la partie antérieure du corps de l'Ammocète est métamère et que cette métamérie correspond à celle des fentes et arcs viscéraux. La musculature du 1er segment prébranchial (hyoïdien) n'est pas encore différenciée et correspond au m. constrictor primarius (m. constrictor prebranchialis primarius 1) de la région branchiale; la musculature du 2e segment prébranchial est représentée par l'homodyname du m. adductor (adductor praebranchialis 2), le m. constrictor faisant défaut; enfin la musculature du 3e segment prébranchial comprend les homodynames de deux muscles, celui du m. constrictor et du m. adductor branchialis (m. constrictor praebranchialis 3, s. buccalis posterior superficialis et m. adductor praebranchialis 3 s. buccalis posterior profundus).

Les conséquences auxquelles nous sommes arrivés relativement à la partie antérieure de la tête sont parfaitement confirmées par l'étude du stade un peu plus avancé, dont la recon-

struction faite d'après les coupes sagittales est représentée sur la fig. 19. Par le développement général du squelette, du système nerveux et des organes des sens, ce stade correspond approximativement à celui qui est représenté sur la fig. 1, et par conséquent je ne m'étendrai pas sur la description de ces organes.

Tous les arcs branchiaux (A. br. 1—A. br. 7) sont déjà reliés ventralement par des commissures ventrales. En avant de chaque arc s'ouvre la fente branchiale qui lui correspond (K_1—K_7). En arrière de chacun des six premiers arcs (A. br. 1—A. br. 6), entre l'arc et la fente branchiale extérieure qui lui fait immédiatement suite (K_2—K_7), est située l'ébauche musculaire viscérale de chaque segment viscéral, le m constrictor primarius (Fig. 19, Const. P_1—Const. P_6).

Ainsi le m. constrictor primarius du premier segment branchial est placé entre le premier arc branchial (A. br.1) et le second orifice branchial (K_2), le m. constrictor primarius du second segment branchial entre le second arc branchial (A. br.2) et le troisième orifice branchial (K_3), et ainsi de suite. Ces muscles ne se sont pas encore divisés en m. m. constrictores et adductores des arcs branchiaux.

Les ébauches musculaires se présentent comme des bandes musculaires bien développées, minces et larges, dont les fibres se dirigent dorso-ventralement. En avant de la première fente branchiale, sous la vésicule auditive (fig. 19, Au.), s'étend la large ébauche musculaire du 1er segment prébranchial, le m. constrictor primarius praebranchialis 1er (Const. H.); le nerf facial se dirige vers ce muscle. Cette ébauche, de même que les ébauches des muscles branchiaux, à considérablement grandi en comparaison avec le stade précédent. La fig. 19 nous montre clairement leur ressemblance mutuelle réciproque et leur métamérie (disposition métamérique).

En avant du m. constrictor praebranchialis 1, nous voyons le muscle profond du velum (m. velaris profundus, s. adductor praebranchialis, fig. 19, Vl. pr.), que nous connaissons déjà. On le reconnaît facilement d'après la direction de ses fibres, qui est très typique. Mais un muscle nouveau (fig. 19, Const. Vl.), que nous n'avons pas vu dans le stade précédent, apparaît sur la face extérieure du muscle profond du velum. Sa position est superficielle, c'est-à-dire la même que celle des m. m. con-

strictores branchiales primarii et constrictor praebranchialis 2; il leur ressemble également par sa forme, car il se présente comme une large et mince plaque musculaire, dont les fibres se dirigent dorsoventralement. Par suite de cette ressemblance et d'après sa position dans la série des muscles viscéraux métamériques, nous avons tout le droit de considérer ce muscle comme le m. constrictor velaris ou le m. constrictor praebranchialis 1, c'est-à-dire comme l'homodyname des m. m. constrictores branchiales de la région branchiale.

S'il en est ainsi, nous devons admettre l'existence des deux parties typiques d'un segment branchial, savoir du m. constrictor (m=constrictor velaris) et du m. adductor branchialis (=m. velaris profundus) dans le 2e segment prébranchial (segment des nerfs mandibulaires du trijumeau II) de l'Ammocète.

En avant de ce segment sont situés les deux muscles composant le 3e segment prébranchial du stade précédent: ce sont le m. buccal postérieur profond (BC_1) et le m. buccal postérieur superficiel (Bc. s.) (m. m. adductor et constrictor praebranchiales 3). Le premier muscle diffère de ce que nous avons vu dans le stade précédent seulement par sa grandeur; quant au second, il a grandi très considérablement en longueur et la direction de ses fibres est devenue presque horizontale, en sorte que sa ressemblance avec les autres m. m. constrictores branchiales a presque complètement disparu.

En avant du muscle buccal postérieur profond, dans sa proximité immédiate, apparaît un nouveau petit muscle que l'on ne voyait pas dans le stade précédent et dont les fibres musculaires se dirigent dorsalement et rostralement.

Nous désignerons ce muscle sous le nom indifférent de muscle buccal antérieur extérieur (m. buccalis anterior externus BC_2). Je crois, d'après son analogie avec les muscles que nous avons décrits tout à l'heure, qu'il appartient au 4e segment prébranchial de la tête des Cyclostomes, c'est-à-dire d'un segment dont le squelette n'est pas développé chez l'Ammocète, mais se développe, comme nous l'avons vu, chez le Pétromyzon adulte et chez les Sélaciens, où il est représenté par le cartilage labial antérieur supérieur.

Le stade que nous venons de décrire est d'une extrême importance pour la question de la segmentation de la muscu-

lature viscérale: un coup d'œil sur la reconstruction de la fig. 19 nous montre que toute la musculature viscérale de l'Ammocète est segmentée d'après un seul et même plan, et que les segments musculaires viscéraux (primitivement branchiaux) typiques existent également dans la partie antérieure de la tête où les fentes branchiales sont rudimentaires ou atrophiées et où les parties du squelette viscéral n'apparaissent pas encore. Nous trouvons en tout dans ce stade dix segments viscéraux, dont quatre appartiennent à la partie antérieure de la tête. La ressemblance entre les segments antérieurs et les segments postérieurs branchiaux typiques apparaît clairement sur la reconstruction de la fig. 19.

La reconstruction de la fig. 20 représente la musculature de l'Ammocète âgé de 45 jours, c'est-à-dire de l'Ammocète dans un stade beaucoup plus avancé que ceux que nous avons décrits tout à l'heure. Ayant décrit précédemment la structure du squelette, je n'ai plus besoin de m'étendre sur ce chapitre. Ce qu'il importe de savoir, c'est que les arcs branchiaux sont déjà bien différenciés, et qu'en avant du premier arc branchial apparaissent les ébauches des arcs viscéraux antérieurs: savoir du premier (HB'), second (MB_1') et troisième arc prébranchial (Pr. m_1).

Nous avons figuré sur la reconstruction fig. 20 trois segments prébranchiaux. Nous reconnaissons dans chacun d'eux le m. constrictor (Const.$_1$, Const.$_2$, Const.$_3$) avec sa disposition des fibres musculaires si typique.

Du m. constrictor branchialis primarius des stades précédents, précisément de sa partie antérieure, part un mince faisceau musculaire, composant le m. adductor branchialis (add.$_1$, add.$_2$, add.$_3$). Ainsi le m. constrictor primarius se divise en un m. constrictor branchialis et un m. adductor branchialis.

Les rapports réciproques entre ces muscles et leurs relations avec les parties squelettiques se voient distinctement sur la fig. 20.

La musculature du premier segment prébranchial (HB') a en général la même situation (Const. H) que dans le stade précédent, c'est-à-dire est située sous la vésicule auditive (Au.). Mais nous observons dans sa partie antérieure la différenciation d'un mince faisceau musculaire médial (add. H) qui

représente l'homodyname évident des m. m. adductores arcuum des segments branchiaux: maintenant nous avons le droit de dire qu'il existe une concordance parfaite entre la musculature du premier segment prébranchial et celle des segments branchiaux: dans l'un comme dans l'autre existent les m. m. constrictores ainsi que les m. m. adductores branchiales. Dans la région de ce segment apparaît l'ébauche HB′ en tissu mésenchyme très dense, décrite ci-dessus, que nous considérons, d'après sa position et ses rapports aux organes voisins, comme l'homodyname d'un arc branchial (premier arc prébranchial) et l'homologue de l'arc hyoïdien des Gnathostomes.

Comme l'on voit sur la fig. 20 (Const. H, add. H et HB′), cet arc, dans ses rapports avec la musculature du premier segment prébranchial, occupe à peu près la même position que les arcs branchiaux (A. Br. 1, A. Br. 2 . . .) relativement aux muscles branchiaux (Const.$_1$, Const.$_2$, Const.$_3$ . . . , add.$_1$, add.$_2$, add.$_3$). On voit nettement, sur la figure 20, les rapports du nerf facial avec le premier arc prébranchial de la musculature viscérale. La musculature du 2^e segment prébranchial (fig. 20), autrement dit du velum, a conservé sa structure du stade précédent, c'est-à-dire qu'elle est composée du m. constrictor veli s. constrictor praebranchialis 2 (Const. vl.) et du muscle profond du velum (m. veli profundus s. adductor praebranchialis 2, V l. pr.). Le muscle profond du velum se partage dans sa partie dorsale en deux faisceaux, dont l'un se dirige dorsocaudalement vers l'oreille et l'autre dorsalement; dans la couche profonde de ce muscle se différencient quelques fibres musculaires horizontales (fig. 20, Vl. pr.). La position de cette musculature du deuxième segment prébranchial (m. constrictor praebranchialis 2 et m. adductor praebranchialis 2) est la même que dans le stade précédent, mais il s'est développé un arc en mésenchyme très épais MB′$_1$ qui représente, comme nous le savons, la partie inférieure du 2^e arc prébranchial: cette ébauche est située dans la région de la musculature ci-dessus décrite.

Nous savons que l'arc MB′$_1$ est très rapproché de l'arc HB$_1$′; mais la musculature du segment viscéral en question (fig. 20, Const. vel. et Vl. pr.) semble bien conserver sa

position primitive, car les intervalles qui la séparent des segments voisins, c'est-à-dire de la musculature viscérale du 1er et du 3e segment prébranchial, sont encore les mêmes que ceux qui séparent les autres segments de la musculature branchiale ($Const_1$, $Const_2$, $Const_3$, fig. 18, 19, 20). Par conséquent il est difficile de s'attendre à ce que la position de l'ébauche MB' relativement aux m. constrictor veli (constrictor prébranchialis 2) soit restée la même que celle des arcs branchiaux relativement aux muscles constricteurs qui leur correspondent.

Nous voyons qu'un arc branchial typique est situé à la face antérieure et latérale du m. constrictor (fig. 20); ce dernier fait n'est pas très caractéristique, car en raison de l'incurvation de l'arc, ses parties s'étendent parfois à la face médiale de la musculature. L'ébauche du deuxième arc prébranchial de l'Ammocète se place à la face médiale du m. constrictor praebranchialis, dans la partie postérieure de ce large muscle (fig. 20, MB'_1 et Const. VI.). Si nous prenons en considération qu'un changement de fonctions très considérable a eu lieu dans cette région de la tête, attendu que l'arc branchial MB_1' s'est transformé en une partie du squelette buccal, le changement signalé dans la position de l'arc en question devient parfaitement compréhensible. Ce qui est essentiel, c'est que l'arc est resté dans la région du même segment musculaire auquel il appartenait primitivement. On voit distinctement sur la fig. 20 les rapports du rameau mandibulaire médial du trijumeau II à la musculature du velum; le nerf mandibulaire superficiel n'est pas figuré sur la reconstruction.

Comme nous l'avons déjà vu, le 3e segment prébranchial se place en avant du segment maxillaire. Le muscle superficiel de ce segment, m. buccalis superficialis (s. constrictor praebranchialis 3-us) (Bc. S.), homodyname aux m. m. constrictores branchiales, a tellement changé de forme dans ce stade qu'il ne ressemble plus aucunement aux m. m. constrictores de la région branchiale, avec lesquels il avait encore beaucoup de traits communs dans le stade de la fig. 18. C'est un muscle superficiel très long aux fibres horizontales (Bc. S., fig. 20), qui s'étend horizontalement du bout antérieur de la tête vers le milieu de la vésicule auditive. Le muscle buccal postérieur a aussi changé de forme (comp. fig. 18 et 19 avec

la fig. 20): maintenant ses fibres divergent beaucoup plus que dans les stades précédents, en sorte que ce muscle acquiert la forme d'un éventail à demi déployé. Médialement de ce muscle se trouve l'arc viscéral Pr. m_1, qui représente, comme nous l'avons déjà vu, le 3e arc prébranchial. Quoique les relations de cet arc viscéral (Pr. m_1) avec la musculature ne soient pas tout à fait les mêmes que les relations des arcs viscéraux typiques avec leurs segments musculaires (comp. les fig. 18—20) respectifs, nous voyons clairement (fig. 20) que l'arc Pr. m_1 appartient au troisième segment musculaire prébranchial. Nous savons que ces muscles (ainsi que les muscles situés plus en avant) sont innervés par le n. maxillaris trigemini II.

Dans le stade précédent (fig. 19), nous avons observé un petit muscle que nous avons désigné comme le muscle buccal antérieur extérieur (m. buccalis anterior externus, Bc_2) et que nous avons attribué au 4e segment prébranchial. Dans le stade qui nous occupe, ce muscle (fig. 20, Bc_2) s'est excessivement agrandi dans la direction dorsale, en sorte qu'en avant, rostralement de l'orifice olfactif de l'Ammocète, ses fibres se rencontrent dans la lèvre supérieure avec les fibres du même muscle du côté opposé de la tête et s'entrecroisent. Ainsi se développe la musculature originale de la lèvre supérieure, composée de faisceaux musculaires s'entrecroisant obliquement (fig. 19 et 20, Bc_2). Primitivement les ébauches musculaires Bc_2 sont paires, mais par suite de l'entrecreisement elles forment une couche musculaire superficielle et impaire de la lèvre supérieure de l'Ammocète *).

Sur la fig. 20, nous voyons, en avant et en partie à la face intérieure du m. buccalis anterior externus (Bc_2), encore un muscle, dont les fibres se dirigent ventrodorsalement et croisent les fibres du m. buccalis anterior externus. D'après sa position, nous pouvons désigner ce muscle comme le muscle buccal antérieur intérieur (m. buccalis anterior internus, Bc_3). Par conséquent, nous avons en avant du troisième segment musculaire prébranchial deux muscles, dont les

*) Je signale encore une fois, afin d'éviter les malentendus, que ladite lèvre supérieure de l'Ammocète n'est pas homologue avec la lèvre supérieure des Gnathostomes.

fibres se dirigent dorsoventralement, savoir le m. buccalis anterior externus, et le m. buccalis anterior internus.

L'étude du squelette de la lamproie adulte nous a mené à la conclusion qu'il existe dans la tête des Cyclostomes les restes de cinq arcs prébranchiaux, ce qui veut dire qu'il y avait chez les ancêtres des Cyclostomes, en avant du 3e arc prébranchial (fig. 20, Pr. m_1), encore deux arcs viscéraux bien développés. La fait de l'existence des deux muscles de l'Ammocète dont nous avons parlé tout à l'heure (m. m. buccales anteriores internus et externus) concorde parfaitement avec cette conclusion. Ces deux muscles viscéraux, dans leurs stades jeunes, sont généralement pareils aux muscles métamères des branchies: en particulier le m. buccalis anterior externus ressemble beaucoup aux m. m. constrictores branchiales et le m. buccalis anterior internus aux m. m. adductores arcuum. Cette ressemblance, très grande dans les stades jeunes, est bien moins prononcée, comme nous l'avons vu, dans les stades plus avancés. Par analogie, je suis porté à admettre que nous devons considérer les muscles buccaux antérieurs de l'Ammocète comme les muscles viscéraux (m. m. constrictor et adductor) du 4e segment prébranchial de la tête des Cyclostomes. Ces muscles buccaux antérieurs sont aussi innervés par le rameau maxillaire du nerf trijumeau II.

Ce stade (fig. 20) nous présente le tableau complet de la disposition métamérique des muscles viscéraux de l'Ammocète. Nous voyons que les muscles de l'appareil branchial sont développés d'une manière très typique: dans chaque segment branchial se sont développés un m. constrictor superficiel et un m. adductor profond. Nous trouvons sept métamères musculaires branchiaux correspondant au nombre des sacs branchiaux. Le segment branchial musculaire antérieur est innervé par le nerf glossopharyngien, les segments postérieurs par les rameaux branchiaux du nerf vague. Aux segments branchiaux musculaires correspondent les arcs branchiaux 1—7. Le 1er segment prébranchial de la musculature viscérale comprend

les m. m. constrictor et adductor praebranchialis 1 et est innervé par le nerf facial. L'ébauche du 1er arc prébranchial lui correspond. Le 2e segment musculaire prébranchial (velum), représenté par le m. constrictor velaris (constrictor praebranchialis 2) superficiel et le m. veli profundus (=adductor praebranchialis 2) profond, est innervé par le n. mandibulaire du trijumeau II. Le 2e arc prébranchial correspond à ce segment.

En avant de ce segment musculaire se placent encore deux segments musculaires antérieurs complets (m. m. buccales): le 3e segment viscéral musculaire prébranchial se compose du m. buccalis posterior superficialis (constructor praebranchialis 3-us) et du m. buccalis posterior profundus (=adductor praebranchialis 3-us). Ces muscles sont innervés par le rameau maxillaire du nerf trijumeau II. L'arc squelettique de ce segment, comme nous l'avons vu, est le 3e arc prébranchial. Le 4e segment musculaire prébranchial se compose du m. buccalis anterior externus (=m. constrictor praebranchialis 4-us) et le m. buccalis anterior internus (=m. adductor praebranchialis 4-us). Il est innervé de même que le segment précédent par le rameau maxillaire du trijumeau II. L'arc squelettique qui lui correspondrait n'est pas représenté chez l'Ammocète, mais il existe, comme nous l'avons déjà dit, chez la lamproie adulte (arcus visceralis praebranchialis 4-us).

Je ne décris pas ici la structure de la musculature viscérale dans les stades encore plus avancés du développement de l'Ammocète, attendu qu'il ne s'y produit pas de modifications morphologiques importantes, tandis que la métamérie des muscles viscéraux devient bien moins claire à cause de la croissance de quelques muscles et de leur superposition réci-

proque. Cela posé, je vais résumer les résultats auxquels nous sommes arrivés.

Nous avons vu que primitivement la musculature viscérale de l'Ammocète, depuis l'extrémité antérieure de la tête et jusqu'au dernier segment branchial, a une structure métamérique et est segmentée dans toute sa longueur d'après un seul et même plan : chaque segment viscéral comprend primitivement deux muscles, dontles fibres ont primitivement une direction dorso-ventrale : ce sont le muscle superficiel, le m. constrictor branchialis s. praebranchialis et le muscle situé plus profondément m. adductor branchialis s. praebranchialis. Dans les segments prébranchiaux antérieurs de la musculature viscérale, les traits caractéristiques de la structure métamérique sont mieux p ononcés dans les stades jeunes et ils disparaissent plus ou moins pendant le développement ultérieur.

Nous avons dans la région viscérale des Cyclostomes onze métamères strictement typiques de la musculature viscérale; leurs relations réciproques, de même que leurs rapports aux fentes viscérales, aux arcs et aux nerfs sont figurés sur le tableau suivant.

Métamérie du Squelette viscéral, des muscles et des nerfs du Pétromyzon.

Squelette viscéral.		Muscles viscéraux.	Nerfs.
1. Arc. visceralis 1 . . .	*Arc. praebranchialis 5. (Cart. lateralis anterior de l'animal adulte).*	———	
2. Arc. visceralis 2 . . .	*Arc. praebranchialis 4. (Cart. lateralis posterior de l'animal adulte)*	*M. constrictor praebranchialis 4, s. buccalis anterior externus.* / *M. adductor praebranchialis 4, s. buccalis anterior internus.*	
3. Arc. visceralis 3 . . .	*Arc. praebranchialis 3. (pruepalatinum de W. K. Parker, anterior pillar of the subocular arch, Woodland)*	*M. constrictor praebranchialis 3, s. buccalis posterior superficialis.* / *M. adductor praebranchialis 3, s. buccalis posterior profundus.*	*R. maxillaris Vu.*

Squelette viscéral.		Muscles viscéraux.	Nerfs.
4. Arc. visceralis 4	*Arc. praebranchialis 2. (Proc. styloideus de l'animal adulte).*	*M. constrictor praebranchialis 2, s. constrictor velaris.* / *M. adductor praebranchialis 2, s. M. M. velares profundi.*	*R. mandibularis* V2.
5. Arc. visceralis 5	*Arc. praebranchialis 1. (Extrahyale de W. K. Parker, anterior arch of the branchial basket (Woodland), de l'animal adulte).*	*M. constrictor praebranchialis 1.* / *M. adductor praebranchialis 1.*	*R. hyomandibularis VII.*
6. Arc. visceralis 6	*Arc. branchialis 1.*	*M. constrictor branchialis 1.* / *M. adductor branchialis 1.*	*R. branchialis IX.*
7. Arc. visceralis 7	*Arc. branchialis 2.*	*M. constrictor branchialis 2.* / *M. adductor branchialis 2.*	*R. branchialis 1 X.*
8. Arc. visceralis 8	*Arc. branchialis 3.*	*M. constrictor branchialis 3.* / *M. adductor branchialis 3.*	*R. branchialis 2 X.*
9. Arc. visceralis 9	*Arc. branchialis 4.*	*M. constrictor branchialis 4.* / *M. adductor branchialis 4.*	*R. branchialis 3 X.*
10. Arc. visceralis 10	*Arc. branchialis 5.*	*M. constrictor branchialis 5.* / *M. adductor branchialis 5.*	*R. branchialis 4 X.*
11. Arc. visceralis 11	*Arc. branchialis 6.*	*M. constrictor branchialis 6.* / *M. adductor branchialis 6.*	*R. branchialis 5 X.*
12. Arc. visceralis 12	*Arc. branchialis 7.*	*M. constrictor branchialis 7.* / *M. adductor branchialis 7.*	*R. branchialis 6. X.*

Notations générales des figures sur les planches et dans le texte.

A. br$_1$—*A. br*$_7$. — arcs branchiaux 1—7.
ad—*ad*$_{,,}$ — prolongements antérieurs dorsaux des arcs branchiaux.
add, *add*$_1$, *add*$_2$, *add*$_3$... — m. m. adductores branchiales.
Add H — m. adductor praebranchialis 1.
Aov — aorta ventralis.
Aov$'$, *Aov*$''$ — rameaux gauche et droit de l'aorta ventralis.

Arc. praebranch. 1, 2, 3, 4, 5 — arcs prébranchiaux 1—5.
Art. b_1—Art. b_6 — arteriae branchiales 1—6.
av—av — prolongements antérieurs ventraux des arcs branchiaux.
a. vert. 1. — arcus vertebralis 1-us.
Au. — vésicule auditive.
Bc_1. — m. buccalis posterior profundus, s. m. adductor praebranchialis 3.
Bc_2. — m. buccalis anterior externus, s. m. constrictor praebranchialis 4.
Bc_3. — m. buccalis anterior internus, s. m. adductor praebranchialis 4.
Bc. S. — m. buccalis posterior superficialis, s. m. constrictor praebranchialis 3.
Br, Br_1—Br_2... — 1-er, 2-me sacs branchiaux.
C. — cerveau.
C_1, C_2, C_3 — parties antérieure, médiale et postérieure du cerveau embryonnaire.
C. An. — } cartilage annulaire.
Cart. annul. — }
C. aud. — capsule auditive.
C. d. a. — cartilago dorsalis anterior.
C. d. p. — cartilago dorsalis posterior.
C. ept_2—C. ept_3 — commissura epitrematica entre le 1-er et le 2-ème, le 2-ème et le 3-ème etc., arcs branchiaux.
C. ept. M. — commissura epitrematica entre le 2-ème et le 3-ème arcs prébranchiaux (arcus subocularis de l'animal adulte).
C. ept''. — commissura epitrematica entre le 3-ème et le 4-ème arcs praebranchiaux.
C. ept. H', C. ept H. — commissura epitrematica entre le 1-er et le 2-ème arcs prébranchiaux.
Ch. — chorda dorsalis.
C. hpt. — commissura hypotrematica entre le premier arc praebranchial et le premier arc branchial.
C. hpt_2—C hpt_3 — commissura hypotrematica entre le 1-er et le 2-ème, le 2-ème et le 3-ème arcs branchiaux.
Cart. lingual. — cartilago linguale.
Cart. med. ventr. — } cartilage médial ventral.
C. p. ch. — } cornua parachordalia.
Const. — } parties du m. constrictor branchialis.
Const' — }
$Const_1$, $Const_2$, $Const_3$... — m. m. constrictores branchiales 1, 2, 3...
Const. H. — m. constrictor praebranchialis 1.
Const P_1, Const P_2, Const P_3... — m. m. constrictores branchiales primarii 1, 2, 3...
Const. vl. — m. constrictor velaris s. constrictor praebranchialis 2.
C. sch_1, C. sch_2, C. sch_3 — commissurae subchordales entre le 1-er et le 2-ème, le 2-ème et le 3-ème, le 3-ème et le 4-ème etc., arcs branchiaux.
Cv_1—Cv_6 — commissurae ventrales entre le 1-er et le 2-ème, le 2-ème et le 3-ème etc., arcs branchiaux.
C. vl. — cartilago ventro-lateralis.
Ep_1, Ep_2 — epiphysis 1 et 2.

H. — cœur.
HB. — arc praebranchialis 1.
HB^1. — partie ventrale du premier arc prébranchial (arcus præbranchialis 1).
HB''. — partie dorsale du premier arc prébranchial.
Hyp. — hypophysis.
Hyp. br. — musculature hypobranchiale.
I. — infundibulum.
Int. — intestin.
K_1—K_7 — fentes branchiales 1—7.
LM.— partie dorsale de la couche extérieure des myotomes céphaliques.
LM_1. — partie inférieure des mêmes myotomes.
M. — orifice buccal.
MB. MB'. — partie dorsale du second arc. prébranchial (arcus praebranchialis 2).
MB_1 MB_1' — partie ventrale du second arc prébranchial (processus styloideus de l'animal adulte, fig. 17).
MK. — } partie médiale des myotomes céphaliques.
MM. — }
MM_4, MM_5, MM_6 — myotomes médiaux 4, 5 et 6.
M_7 — } musculature du corps.
My — }
N. — organe olfactif.
Ne. — conduit nasal extérieur.
Nk — capsule olfactive.
Nk_1 — partie latérale de la capsule olfactive.
Nk_1 — partie médiale de la capsule olfactive.
Oc. — œil.
Ol, Ool. — cavités olfactives gauche et droite d'un Ammocète développé.
Oph. — n. ophtalmicus.
P_2—P_6 — processi subchordales posteriores.
P. ch. a. — parachordalia anteriora.
P. ch. p. — parachordalia posteriora.
Pd. — processus dorsaux postérieurs.
P. ept$_1$, *P. ept*$_2$... — processi epitrematici 1, 2... etc. des arcs branchiaux.
P. hpt$_1$ *P. hpt*$_2$... — processi hypotrematici 1, 2 etc. des arcs branchiaux.
P. hpt. M. — processus hypotrematicus du second arc prébranchial s. cart. cornualis de l'animal adulte.
Pr. m, *Pr. m'*$_1$ — arcus praebranchialis 3, s. col. anterior; arcus suboccularis de l'animal adulte.
Pr. m_2 — arcus praebranchialis 4, s. cartilago lateralis posterior de l'animal adulte.
Pr. m_3 — arcus praebranchialis 5, s. cartilago lateralis anterior de l'animal adulte.
Ps. br. — sillon pseudobranchial.
pv — prolongements postérieurs ventraux des arcs branchiaux.
r. buc. VII — ramus buccalis n. facialis.

r. md. l. V. — r. mandibularis lateralis n. trigemini.
r. md. m. V, *r. md V* — r. mandibularis medialis n. trigemini.
r. mx. V — r. maxillaris n. trigemini.
r. hyom. VII — r. hyomandibularis n. facialis.
S. — septum entre les cavités olfactives.
S. br$_1$, *S. br*$_2$, *S. br*$_3$. — saccus branchialis 1, 2, 3...
S. ch. a$_2$—*S. ch. a*$_6$ — processi subchordales anteriores.
S. H. — saccus praebranchialis 1.
S. pr. h. — saccus praebranchialis 2.
Sty. c. — cart. styliformis.
Vel. — velum.
Vl. pr. — m. velaris profundus, s. adductor praebranchialis 2.
II — n. opticus.
V$_1$ — n. trigeminus I.
V$_2$ — n. trigeminus II.
VII — n. facialis.
VII—X — les commissures entre n. facialis et le n. vagus.
IX — n. glossopharyngeus.
X br. — r. branchialis n. glossopharyngei.
X$_1$—*X*$_6$ — ganglia branchialia n. vagi 1—6.
X br. — r. branchialis n. vagi.
X br$_1$—*X br*$_6$ — n. n. branchiales vagi 1—6.
Xl. — n. lateralis vagi.

Explication des figures des planches (Pl. I—VI).

Sur toutes les figures, le système nerveux est désigné par la couleur jaunâtre, les parties du squelette par le lilas et le bleu, les muscles par le rouge. Toutes les figures sont faites à l'aide du grand microscope de Zeiss, à tube de 160 mm. au niveau du porte-objet, au moyen du grand appareil dessinateur de Zeiss. Les fig. 6 et 7 sont faites avec l'immersion homogène apochromatique 2 mm. de Seibert et le comp. oculaire 4, les figures 8, 11, 13 avec l'apochromate de 4 mm. et le comp. oculaire 4* de Zeiss, les autres figures (exc. les fig. 12, 16 et 17, faites à de moindres grossissements) avec l'apochromate de Zeiss de 8 mm. et le comp. oculaire 4*. Sur la reproduction toutes les figures sont réduites.

Planche I.

Fig. 1. Reconstruction graphique de la partie antérieure du corps de la larve du *Petromyzon Planeri* de 24 jours, d'après les coupes sagittales. La reconstruction représente le système nerveux central crâniens, les nerfs céphaliques, les organes des sens supérieurs,

la corde, le squelette crânien et le squelette viscéral. Les parachordales antérieures et tous les arcs branchiaux font leur apparition à ce stade.

Planche II.

Fig. 2. Coupe transversale de la tête de la larve du *Petromyzon Planeri* de 23 jours, sur laquelle est marquée, d'après les coupes avoisinantes, la position de la première paire des arcs branchiaux. La coupe passe par le milieu des capsules auditives.

Fig. 3. Coupe transversale de la tête de la larve du *Petromyzon Planeri,* un peu plus développée que celle de la fig. 1. La coupe passe en avant des vésicules optiques.

Fig. 4. Coupe transversale de la même série, passant par les vésicules optiques.

Fig. 5. Coupe transversale de la même série, passant entre les vésicules optiques et les vésicules auditives.

Fig. 6. Partie de la coupe transversale de la larve du *Petromyzon Planeri* du même stade que celle qui est représentée sur les fig. 3—5; la coupe a passé par la région où se forment les parachordales postérieures, à travers les vésicules auditives.

Fig. 7. Partie de la coupe de la même série que celle de la fig. 6; la coupe a passé en arrière des vésicules auditives, à travers l'extrémité dorsale du premier arc branchial.

Fig. 8. Partie de la coupe frontale de la larve du *Petromyzon Planeri* du même stade que celle des fig. 3—5. La coupe passe à travers les parachordales postérieures et le premier arc branchial.

Planche III.

Fig. 9. Reconstruction graphique du squelette axial de la tête et de la partie dorsale du premier arc branchial d'après la série des coupes frontales de la larve du *Petromyzon Planeri* du même stade que celle de la fig. 8. Sur cette figure, la position des ganglions des nerfs céphaliques est désignée d'après une des coupes frontales, et les myotomes antérieurs du corps sont reconstruits.

Fig. 10. Reconstruction graphique de la partie ventrale de l'appareil branchial cardiaque, de l'aorte abdominale et des vaisseaux qui en sortent, faite d'après une série de coupes frontales de la larve du *Petromyzon Planeri,* un peu plus âgée que celle de la figure précédente.

Fig. 11. Partie d'une coupe frontale de la larve du *Petromyzon Planeri* du même stade que celle de la fig. 15 de la planche IV. La coupe laisse voir l'extrémité dorsale du deuxième arc branchial avec les prolongements qu'il émet.

Fig. 12. Reconstruction graphique du crâne et de la partie antérieure dorsale du squelette branchial, faite d'après une série de coupes frontales d'un Ammocète complètement développé *(Petromyzon Planeri)* du même stade que celle de la reconstruction de la fig. 16.

Fig. 13. Coupe frontale de la partie antérieure de la tête de la larve du *Petromyzon Planeri* au stade où la partie proximale du cartilage styloïde vient d'apparaître. La coupe passe par la vésicule auditive et parachordale anterius + cornu parachordale du côté gauche.

Fig. 14. Reconstruction graphique de la partie antérieure du corps de la larve du *Petromyzon Planeri* de 41 jours d'après les coupes sagittales. La reconstruction nous représente le système nerveux central, les nerfs céphaliques, l'œil, et la vésicule auditive, la corde, le crâne et la partie antérieure du squelette branchial.

Planche IV.

Fig. 15. Reconstruction graphique de la partie antérieure de la larve du *Petromyzon Planeri* de 26 jours d'après les coupes sagittales. La reconstruction nous représente le système nerveux central et les nerfs céphaliques, les organes des sens supérieurs, le squelette axial de la tête, la corde et tout le squelette viscéral de ce stade.

Planche V.

Fig. 16. Reconstruction graphique de la partie antérieure du corps d'un Ammocète développé *(Petromyzon Planeri)*, faite d'après les coupes sagittales. La reconstruction nous représente le système nerveux central, les nerfs céphaliques, les capsules cartilagineuses des organes olfactifs et auditifs, la corde, trois arcs branchiaux antérieurs et la partie antérieure du squelette viscéral, formée d'un cartilage gélatineux, une partie du squelette viscéral. Le cartilage ordinaire est ici en lilas, le cartilage gélatineux en bleu.

Planche VI.

Fig. 17. Reconstruction graphique de la partie antérieure du squelette d'un *Petromyzon Planeri* adulte, faite d'après les coupes sagittales. La reconstruction représente la partie antérieure de la colonne vertébrale, le crâne avec les capsules olfactives et auditives squelettiques, le squelette buccal et la partie antérieure du squelette viscéral. Pour ne pas compliquer la figure, les cartilages centraux impairs du squelette buccal y font défaut. Les rameaux principaux des nerfs céphaliques y sont tracés.

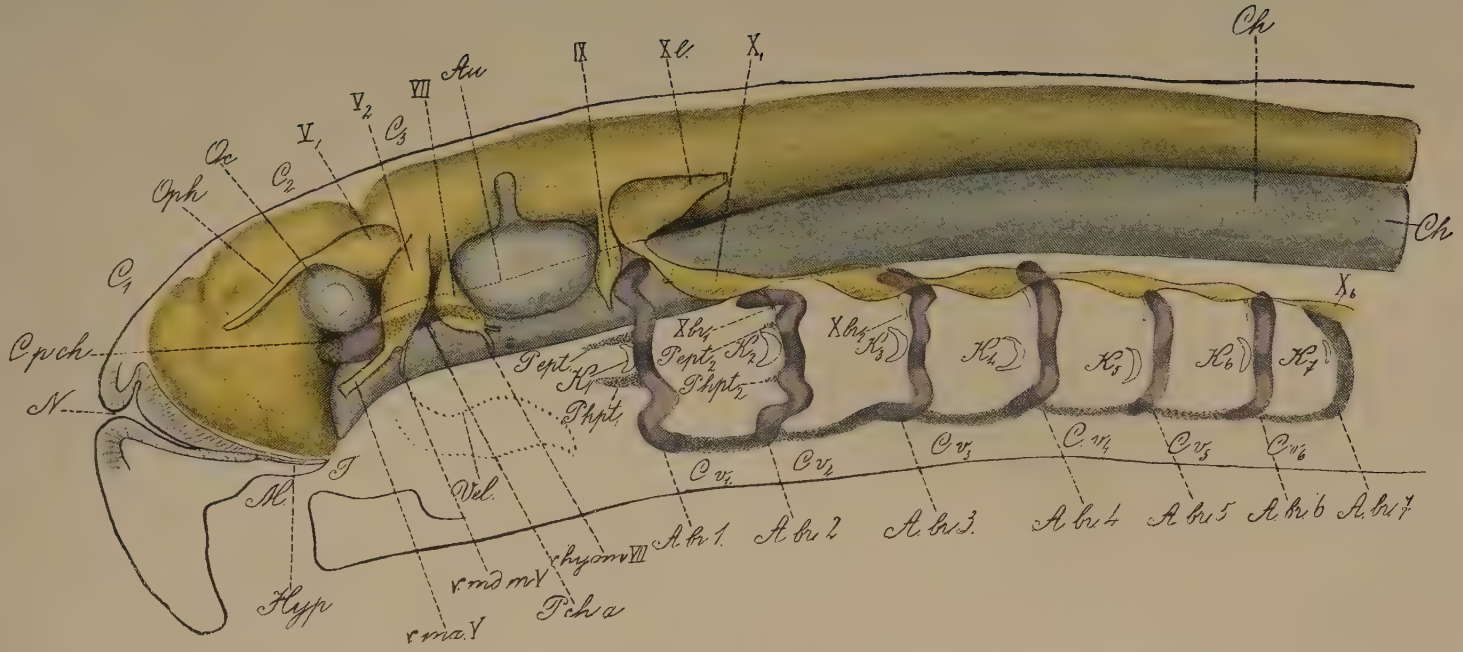
Fig. 18. Reconstruction graphique de la partie antérieure du corps d'un embryon âgé du *Petromyzon Planeri* d'après les coupes sagittales. On y voit les contours du système nerveux central,

les nerfs céphaliques et les organes des sens supérieurs, les arcs branchiaux, les sacs viscéraux et des segments de la musculature viscérale.

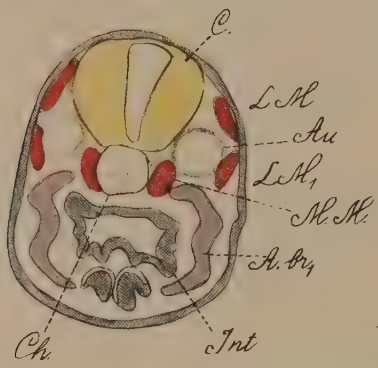
Fig. 19. Reconstruction graphique de la partie antérieure du corps de la larve du *Petromyzon Planeri* du même stade que celle qui est représentée sur la reconstruction de la fig. 1, planche I, faite d'après les coupes sagittales. La reconstruction représente le système nerveux central, les nerfs céphaliques, les organes des sens supérieurs, la corde, le crâne et le squelette viscéral du stade donné; en outre on y voit des segments de la musculature viscérale et les fentes branchiales; la position des sacs viscéraux n'y est pas désignée.

Fig. 20. Reconstruction graphique d'après les coupes sagittales de la partie antérieure du corps de la larve du *Petromyzon Planeri* de 45 jours, où l'on voit le système nerveux central, les nerfs céphaliques, la corde, le crâne, les arcs branchiaux antérieurs et trois arcs prébranchiaux viscéraux de l'Ammocète; en outre tous les segments antérieurs de la musculature viscérale y sont tracés.

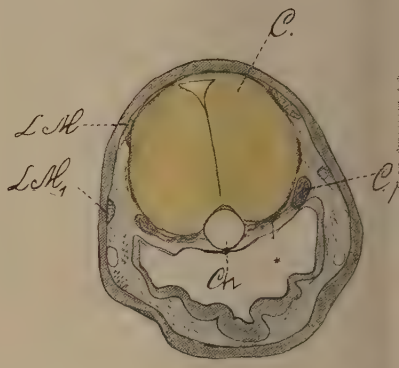
1.


Ch
Ch
Au
IX
X l.
X1
V2
VII
V1
C3
Oc
C2
Oph
C1
X6
Cpch
N
Xbr1
Pept2
Pept1
Xbr2
K2
K3
K4
K5
K6
K7
Pept
K1
Phpt2
Phpt1
Cvr3
Cvr4
Cvr5
Cvr6
Cvr1
Cvr2
J
Al
Vel.
A.br.1.
A.br.2
A.br.3.
A.br.4
A.br.5
A.br.6
A.br.7
rmd mV
rhyom VII
Hyp
Pchia
rma.V

2.

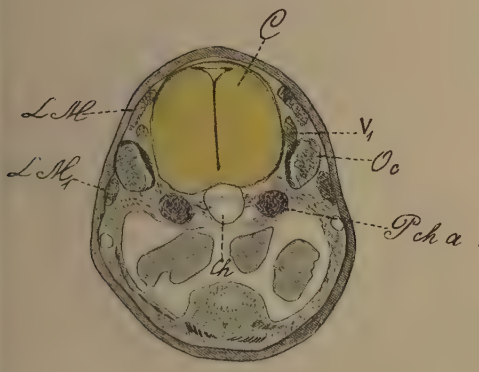


3.

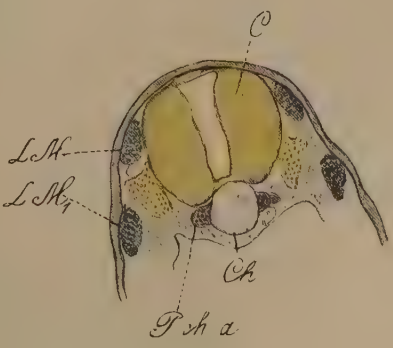


6.

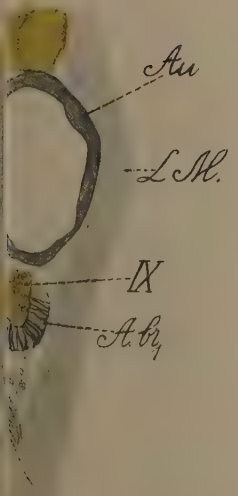
4.


C
L.M.
V1
L.M1
Oc
Pch a
Ch

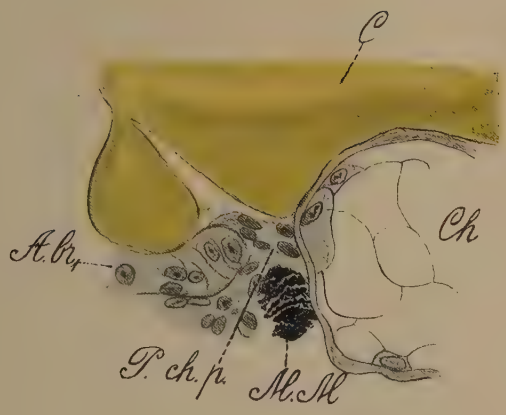
5.


C
L.M.
L.M1
Ch
P ch a

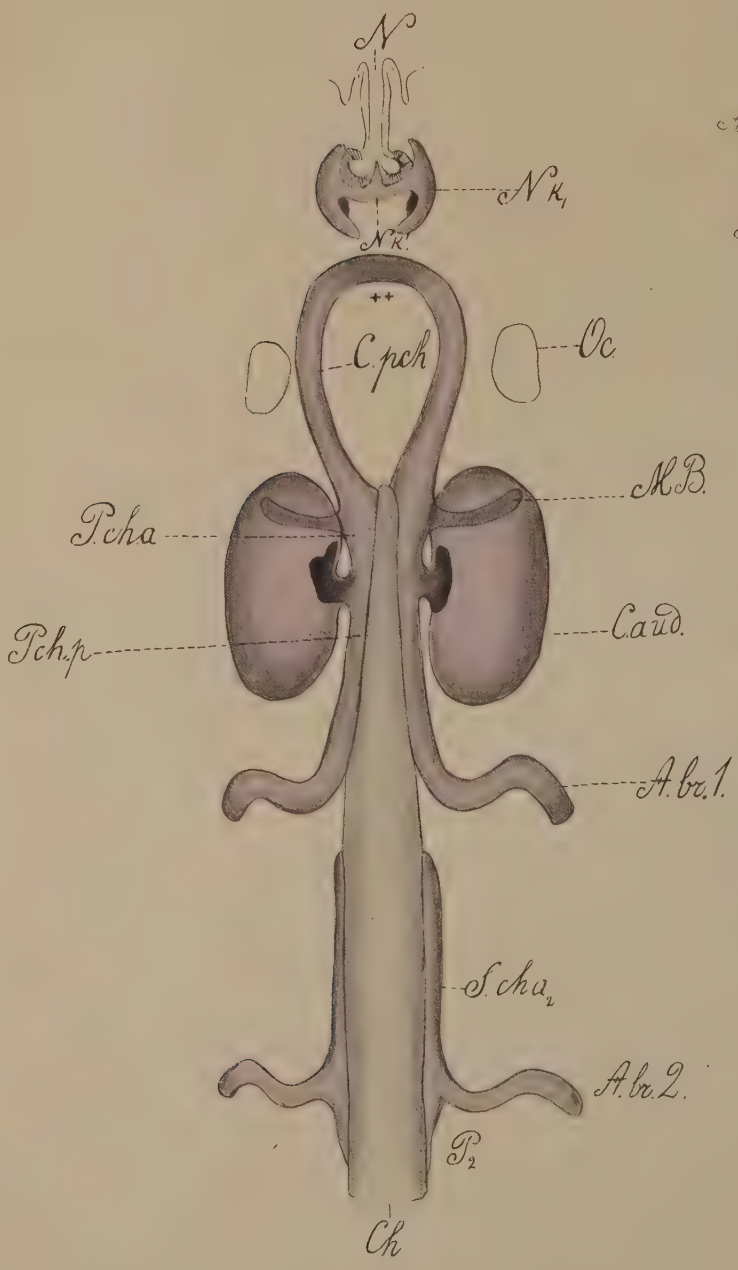
8.


Au
L.M.
IX
A.br1

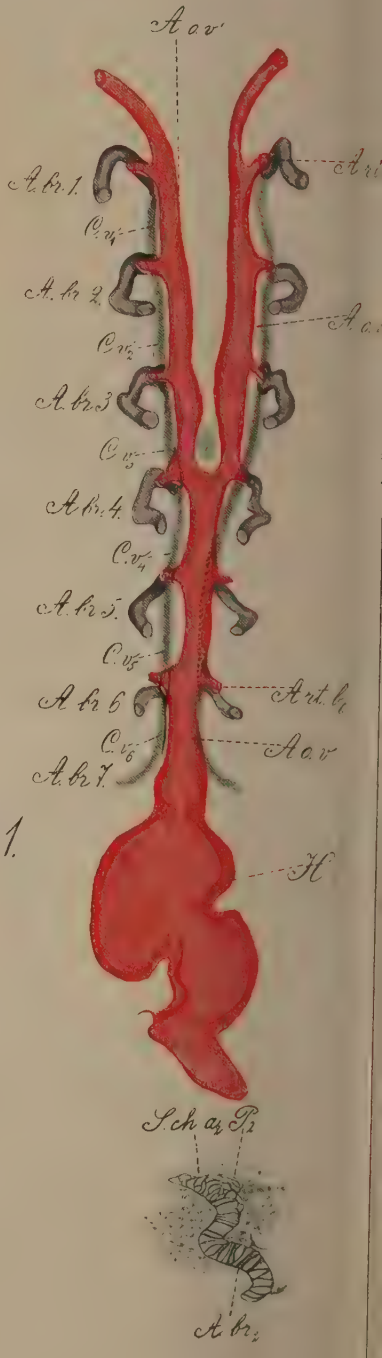
7.


C
A.br1
Ch
P. ch. p.
M.M

12.

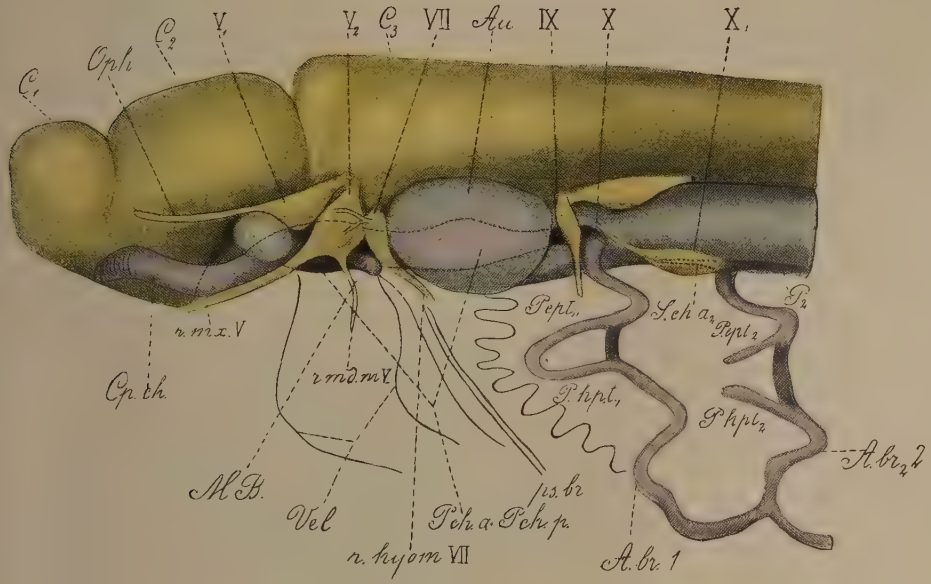

N
N K1
N K
C. pch
Oc
M B.
Tcha
Caud.
Tch.p
A br. 1.
S. cha2
A br. 2.
T2
Ch

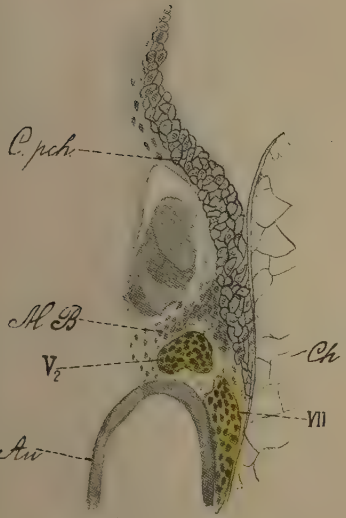
10.


A o v
A br. 1.
C v1
A br. 2.
C v2
A br. 3
C v3
A br. 4.
C v4
A br. 5.
C v5
A br 6
Art. b1
C v6
A o v
A br 7.
H
S ch a2 T2
A br2

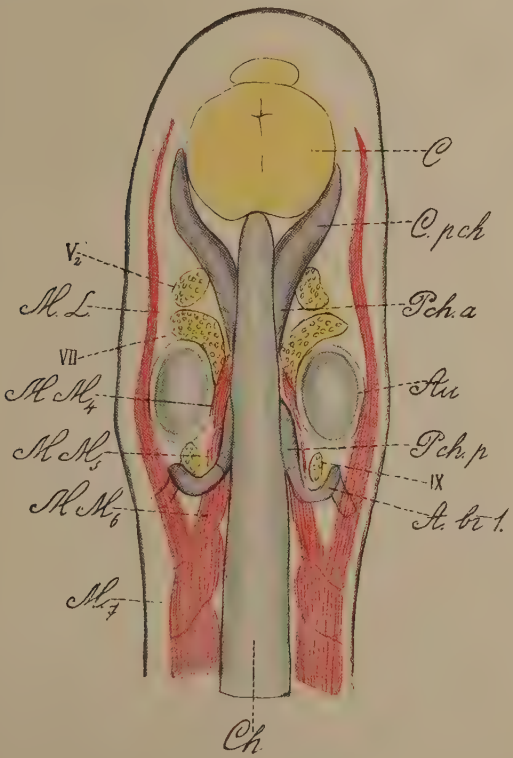
11.

14.

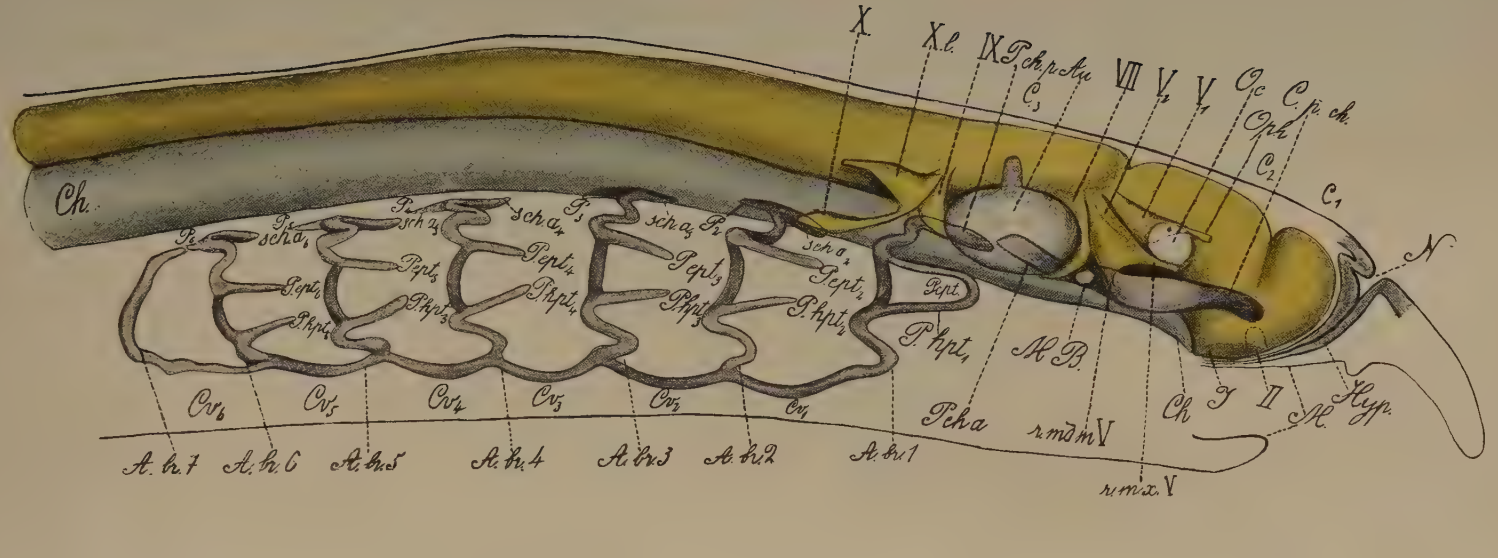

C1
C2
V1
V2
C3
VII
Au
IX
X
X1
Opl1
r. mx. V
r. md. m V
Cp. ch.
M B.
Vel
r. hypom VII
Pch. a. Pch. p.
Pepl1
Lch a2
Pepl2
T2
Phpl1
Phpl2
A. br2
A. br 1
Is. br

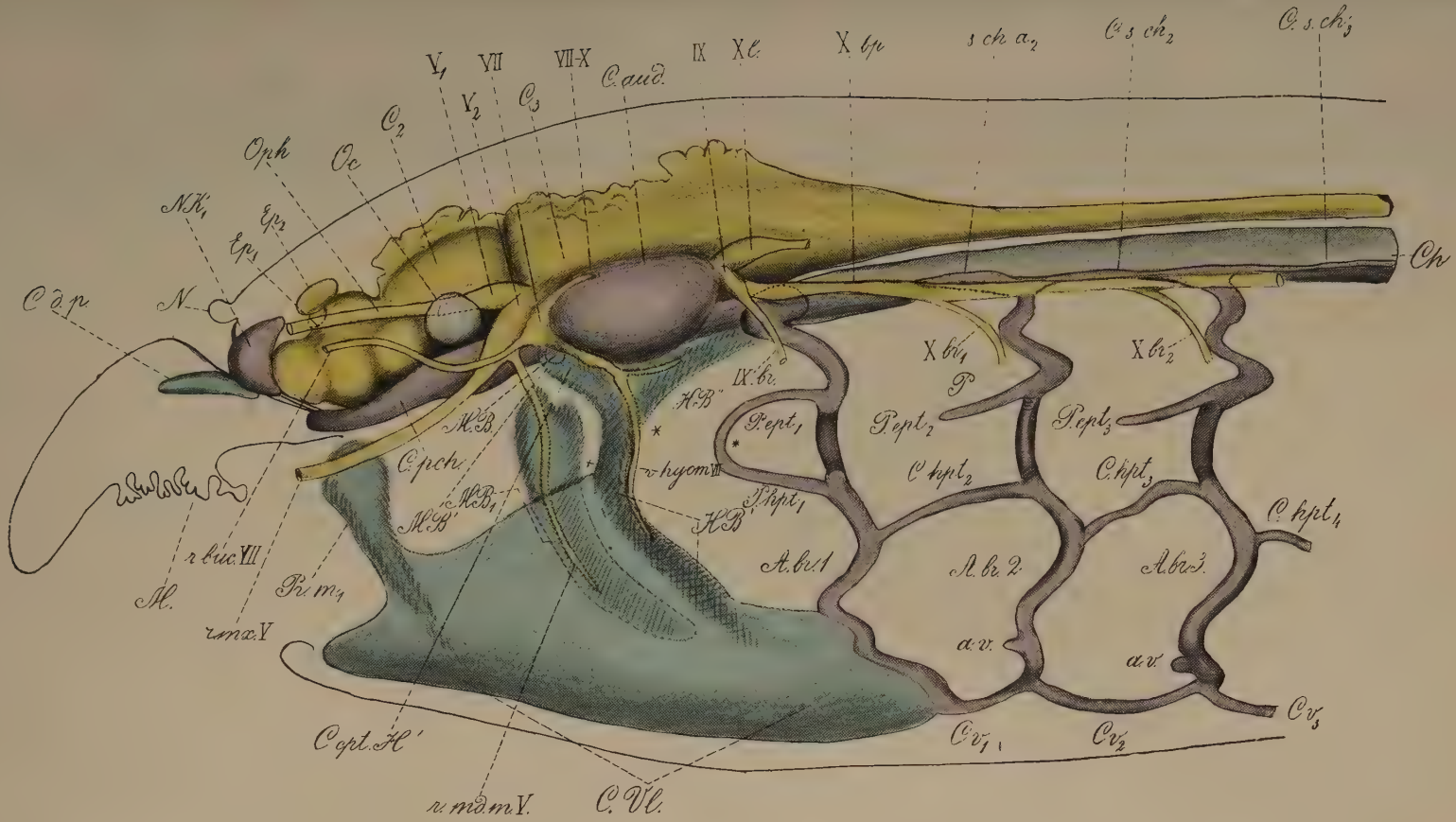

C. pch.
M B
V2
Ch
VII
Au

13.

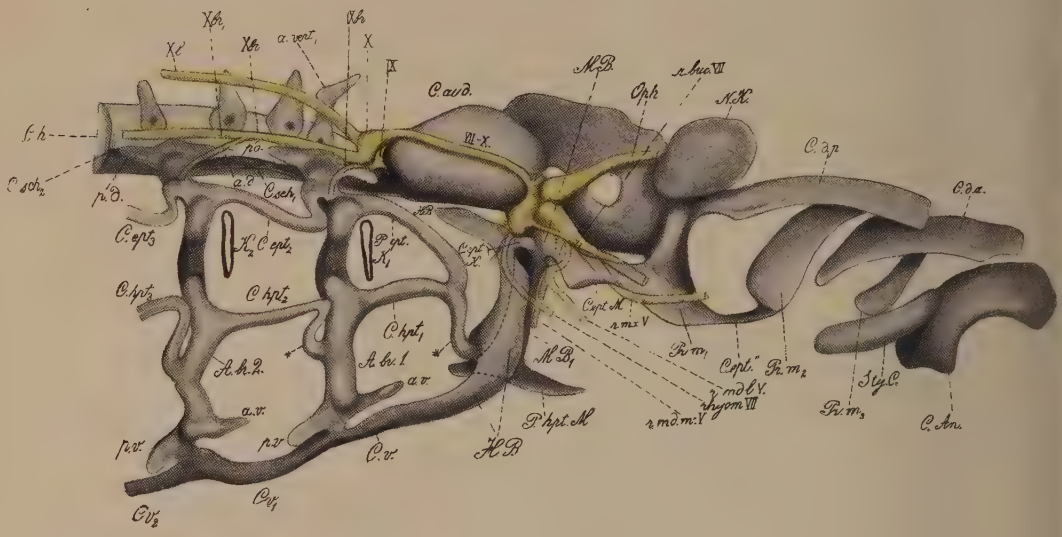

C
C. pch
V2
M. L.
Pch. a
VII
M M4
Au
M M5
Pch. p
IX
M M6
A. br 1.
M7
Ch

9.

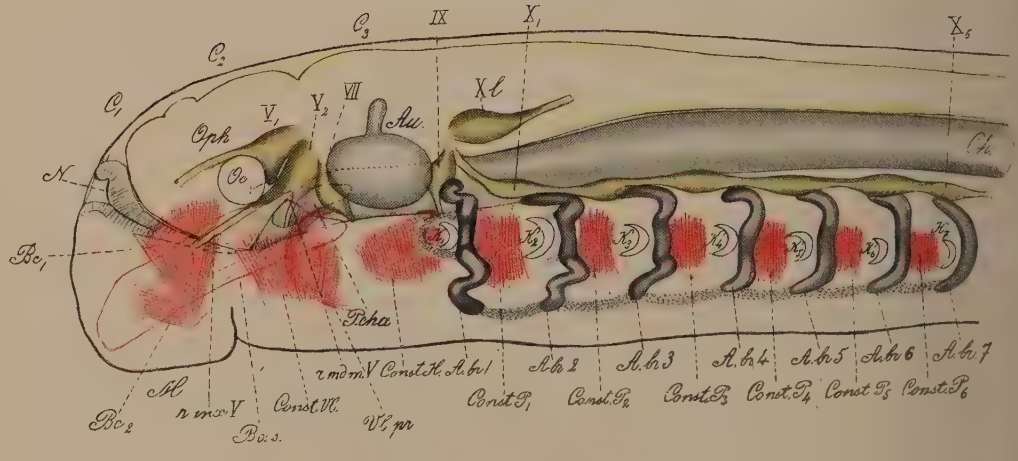

X
X.l.
IX
Tchp.
Ac
C3
VII
V2
V1
Cc
Cp.
ch.
Cph
C2
C1
N
Ch.
Pc
Pc sch a1
sch a1
P1 sch a2
sch a2 P2
sch a3
Pept1
Ppt3
Pept4
Ppt4
Ppt2
Pept2
Phpt1
Phpt3
Phpt4
Phpt2
Pept3
Phpt3
Pept.
P.hpt1
A.B.
Cv6
Cv5
Cv4
Cv3
Cv2
Cv1
Peha
r.m3m V
Ch
I
II
A.
Hyp.
A. br.7
A. br.6
A. br.5
A. br.4
A. br.3
A. br.2
A. br.1
r.m.x. V


V1
VII
VII-X
IX
XI.
X bp
s ch a2
C. s. ch2
C. s. ch3
V2
C3
C. aud.
C2
Oph
Oc
NK1
Ep2
Ep1
N
C. др
Cp
X br1
X br2
IX. br.
P
H.B
P. pt1
P. pt2
P. pt3
H.B.
C. pch.
C. hpt2
C. hpt3
C. hpt4
n. hyom VII
J. hpt1
H.B1
H.B'
H.B
A. br1
A. br 2.
A. br3.
n. buc. VII
M.
Pt. m1
n. mx. V
a. v.
a. v.
Cv3
Cv1
Cv2
C. pt. H'
n. md. m. V.
C. Vl.

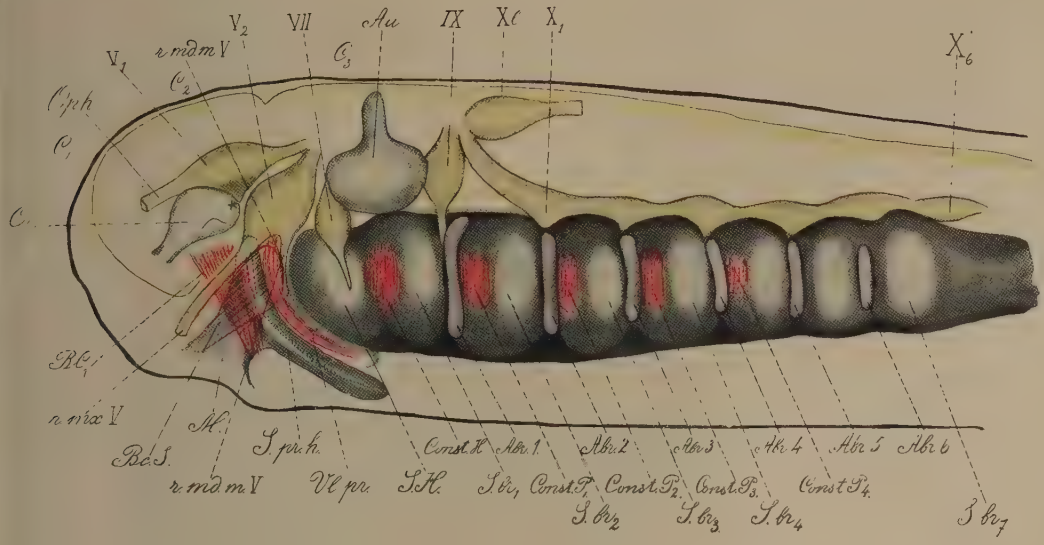
17.


Xfr1
Xfr2
Xl
a. vert.
IX
X
XI
C. aud.
M.B
r. bucVII
Oph
N.K.
VII-X
C. ap
C. a.
f. h
C. sch2
p. D.
a.c
C. sch
C. epl3
C epl2
X2
C hpl3
C hpl2
P. hpl
X1
C hpl1
A. br. 2.
A. br. 1
a. v.
M B1
C. pt. M
C. pt. P
C pt. M
r. mx V
Pr. m1
Cpt.
Pr. m2
r. md V.
hyom VII
Stg. C.
Pr. m3
C. An.
r. md m. V
P hpt. M
H B
C. v.
p. v.
CV2
CV1

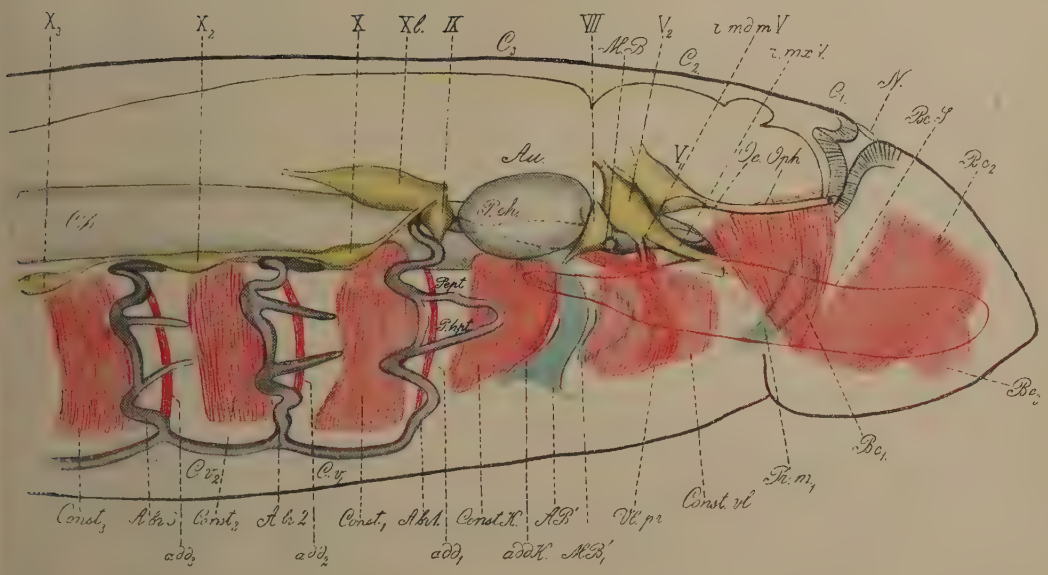
19.


C3
IX
X1
X5
C2
C1
V1
V2
VII
Au.
XI
Oph
Oc
N.
Bc1
Pcha
A. br 1
A. br 2
A. br 3
A. br 4
A. br 5
A. br 6
A. br 7
r md m. V
Const. H.
Const. P1
Const. P2
Const. P3
Const. P4
Const. P5
Const. P6
M
Bc2
r mx V
Const. VI.
Bc. s.
VI pr

18.


V1
V2
VII
Au
IX
XI
X1
X6
r. md m V
C2
C3
Oph
C1
C
Bc1
r. mx V
M.
Bc2
S. pr. h.
Const. K.
Abr. 1
Abr. 2
Abr. 3
Abr. 4
Abr. 5
Abr. 6
r. md m V
Vl pr.
S. K.
S. br1
Const. T1
Const. T2
Const. T3
Const. T4
S. br2
S. br3
S. br4
S. br7

20.


X3
X2
X
XI.
IX
C3
VII
M. B
V2
r. md m V
r. mx V.
C2
C1
N.
Bc. S
Bc2
Au.
V1
Je. Oph
P. h.
Oph
Sept.
P. hyp.
Bc
Bc1
Th. m1
C v2
C v1
Const3
Abr. 3
Const2
Abr. 2
Const1
Abd. 1
Const K.
AB'
Vl pr
Const. vl
add3
add2
add1
add K.
M. B'

The cultivation of connective tissue of adult mammals in vitro.

Alexander Maximov.

Professor of Histology and Embryology, Imperial Military Academy of Medicine, Petrograd.

Pl. VII—IX.

I. Introduction and literature.

The idea of the possibility of studying living elements of a multicellular organism outside of the latter has been, as known, successfully applied to experimental biological researches for the first time by Harrison (34—37). Subsequently, during the next 5 years, this region has been carefully investigated by a series of observers, first and foremost by Carrel and Burrows (7—15, 4, 5), and at the present time the medical science is in possession of an ample literature dealing with this question.

The high interest, excited at once by this new method, is easily to be understood. On one hand, it enables one to study living cells of adult organism under almost perfect natural conditions, totally secured from any mechanical, chemical or nervous influence from the part of other elements of the organism, on the other hand it allows one to apply to them various experimental procedures.

But in spite of the ampleness and the variety of the literature concerning this question, it lacks till now exact authentical systematic researches of histological character. The authors describe various cells in the tissue cultures in vitro, try to trace out the changes they undergo and their subsequent fate, but we lack till now precise informations concerning their microscopic structure, their correlations and, above all, their origin from determined, well-known elements of normal tissue. We own merely a great number of separate, incom-

plete, occasionally even doubtful studies. The reason is obvious—the authors, who made the cultures in vitro, were not specialists in histology; they had in view other problems, of a more general, biological character and their technique was not adapted to the purpose.

It is, however, evident, that, should the findings concerning the life of the tissues outside of the organism be even only general, in no strict correspondence with morphology, an accurate histological treating of the question, together with a perfectly adapted method is still absolutely necessary. Through such a method only is a full and clear conception of the occurrences in the tissues to be received. On the other hand, the method of cultivating tissues in vitro is doubtlessly of great importance for pure morphology and for histology in parti. cular. It reveals vast and new, unexplored fields and enables one to work experimentally at the solution of many problems, concerning the minute structure of the living substance, the histogenesis and the genetic correlations of various tissues. It will suffice to state, how tempting must be for all interested in the contemporary complicated and contradictory theories concerning the development of blood and connective tissue cells, the possibility of isolating artificially the elements of these tissues and of studying the changes they undergo, without running the risk of confounding them with similar forms, but of another origin and significance.

The respective literature having already been carefully examined and registered in a series of works on tissue cultivation (see Awrorov and Timofeewsky 2, Dilger 25, O. Hertwig 39, Lambert 49, Lambert and Hanes 50, Uhlenhut 69 and others), the present work will contain but a brief statement of the general results obtained up to the present time, with more detailed accounts of those findings, which are of special morphological value.

Various tissues have been cultivated in a nutritive medium outside of the organism, have been submitted to the so-called explantation, in the first place those of high vertebrates, mammals and birds, less often those of amphibians. Full grown animals were also used, but chiefly embryos. Whereas Harrison (34—36) used as a nutritive medium for his first experiments the lymph (frog), most of the later observers took for this purpose blood plasma, which clots more easily. The plasma was usually

autogenous or homogenous, i. e. it was taken either from the same individual, or from an animal of the same species. Less frequent (M. R. Lewis and W. H. Lewis 51—54) an artificial mixture of a well determined composition was used, such as Locke's or Ringer's fluid. A medium of this kind cannot be considered as being nutritive, but merely conserving. The elements of the tissue can grow in it, but their growth is slow, ceases soon and the nutritive substances are in these cases apparently taken from the material stored in the cells.

Small pieces of tissue, placed in an aseptic moist camera (see below, technique) in a drop of nutritive medium (if required at the temperature of the body), can remain alive for a long time, for 10 days and more. They show various manifestations of life—active movement, irritability, intake of nutritive material, vital staining, phagocytosis, and, what is far more important, the capacity of growth. Out of the tissue various cells migrate into the surrounding medium, encircling the explanted piece with a more or less wide zone of new tissue. All these manifestations are not due, as was claimed by some authors (Jolly 43, Dilger 25), merely to preservation of life, to active movement and migration, the presence of mitotic figures and a conspicuous, occasionally very considerable increase of the number of cells and of the whole volume of the tissue having been proved by many investigations.

As was to be expected a priori, the most efficient and rapid growth in vitro can be stated in embryonic material. But it has been recently proved (Champy 19, 21 and others), that in vitro even such elements of adult mammal tissues are able to multiply, which never display this quality, when in normal conditions. Even the tissues of adult amphibians are able to grow in vitro, though somewhat slowly (Drew 28, Uhlenhut 69).

In order that the development and the growth of the tissue elements should be efficient, another condition of mechanical kind is required, besides suitable chemism of the medium—the presence of a solid substratum, that might act as a support for the growing cells. Such a substratum is afforded in the clotted plasma by the threads of the fibrin framework. If the medium be fluid, no growth of the tissue can take place in its mass; should growth be still observed here, it can be detected only either on the surface of the glass of the moist camera, or on the surface of the fluid itself, which, owing to the surface tension, acts as a solid membrane.

The amount of the nutritive medium, surrounding the explanted piece, being very small and entirely devoid of circulation, it is obvious, that, though all conditions needed for their successful growth be present in the beginning, the cells will soon begin to suffer on one hand from want of food supply, on the other hand from the accumulation of waste products in their environment. In the result growth and reproduction, as well as the other processes of life, gradually slacken and the whole culture dies. The time required for the exhaustion of the nutritive medium varies according to different tissues, to the intensity of their

metabolism; it is shortest in the embryonic tissues of the warm-blooded and longest in the tissues of adult cold-blooded.

In spite of numerous experiments a moist camera with a continuous current of nutritive medium has not been realized up to the present time. The continuance of life of the explanted tissues is secured by a simple indirect method, used in bacteriological technique—by the transplantation into a new medium. If a piece of growing tissue at the height of its vital functions, in case of a bird or mammal embryo tissue at about the third or fourth day for instance, be taken out of the moist camera, washed with aseptic precautions in Ringer's solution, which removes the noxious waste products and placed in a fresh moist camera with a fresh quantity of nutritive medium, the cells proceed to live and to develop. By repeating at certain intervals such passages a prolonged life of the tissues outside of the organism has been secured (Carrel 8, 14).

These experiments evinced, that the rate of the growth of the explanted tissue increases considerably after the first transplantations, then gradually slackens and finally ceases. Nevertheless, it is possible to prolong considerably the life of the explanted tissue by selecting a particularly favorable nutritive medium, such as blood plasma with addition of certain substances, stimulating the growth (Carrel 8, 14, Ebeling 29, Walton 70). In successful cases the energy of growth increases even and the connective tissue of the chick embryo reached in the experiments of Carrel (14) the age of 28 months, having endured 358 transplantations and continued to grow forth. Thus, it is possible by an expedient adaption of the surrounding conditions to obtain a tissue with an actually unlimited power of growth, an „immortal" tissue, whose cells are endowed with an energy of growth, similar to that of microorganisms. It is evidently impossible to surmise in such cells the presence of such internal agents, that should inevitably lead the living matter to death.

Many authors have tried, by modifying the composition of the nutritive medium of the cultures and by various other manipulations to call forth in the development of explanted tissues strictly determined changes (f. i. Carrel 12, 13, Lambert and Hanes 50 and others) and thus to ascertain the reasons, effecting the growth and reproduction after the explantation, as well as to get a clear conception of the mechanism of the growth and of the nature of the processes, occurring in vitro. But no positive results have been achieved. Doubtlessly, the processes of life in vitro must differ considerably from those traced in a normal organism; but in every case they must exhibit the potencies of development, which are inherent to the cells of normal organism and which do not become manifest within the latter only because their development is impeded here by the other tissues of the organism. The mere procedure of isolation is already acting by itself as a factor inciting the growth and mobilizing the inherited potency of development (Oppel 64, 65). Besides, the chemical composition of the nutritive medium and other conditions surrounding the tissue in vitro affect its cells partly as direct growth stimuli, partly in some other way.

What is going on with the various specially differentiated cells of the tissues in the explanted fragment and of what significance are the processes of reproduction and growth—the findings concerning this point are too contradictory in order to give us a clear conception of the question.

Some authors (Champy 17—20, Champy and Kritch 23) firmly believe, that the alterations of the embryonic and adult tissues result in a real backward differentiation, in the so-called anaplasia, that the epithelium and the connective tissue, for instance, produce both a mass of equal nondifferentiated cells. Even so highly differentiated elements, as the granular leucocytes are supposed to lose their granules and to assume the shape of nongranular uninucleated elements (Champy and Kritch 23, Foot 31). But, according to Champy, this occurs only, if the elements of the tissue in question occasionally escape the impeding influence of the adjoining tissue; should the epithelium adhere closely to the connective tissue, no backward differentiation is observed.

Most of the authors, however, claim, that various differentiated cell forms, though undergoing an anormal growth in vitro, remain strictly defined, the epithelium and the connective tissue, for instance, remaining easily discernable (Congdon 24, Lambert 49, Lambert and Hanes 50), Sometimes, on the contrary, the reverse fact is observed—progressive differentiation, resulting in the formation of new, more complicated, occasionally numerous cell forms, arising from one or several primitive forms. Awrorov and Timofeewsky (2) have gone so far as to give a description of the development in vitro of the most various cells from nongranular leucocytes of leucaemic blood.

As regards the special morphological and histological statements in the literature of culture tissues, the authors were studying, on one hand, the topography of the cultures and trying to find out the general character of the growth of various tissues (epithelium, connective tissue etc.) and to identify the origin of the various elements occurring in the cultures (Congdon 24, Champy 20, Lambert 48, 49, Lambert and Hanes 50, M. R. Lewis and W. H. Lewis 53 and others); on the other hand, careful attention was devoted to the cytological characteristics of the elements (M. R. Lewis and W. H. Lewis 54 and others).

Among the various tissue types of the organism of vertebrates, the connective tissue proved to be the one, that exhibited the most vigorous growth and the most efficient development in vitro. Together with the blood-vessels it penetrates all parts of the body. It is obvious, therefore, why its elements play so predominant a rôle in all cultures made either of epithelial, or muscular, or nerve organs, and often even impede the growth of other specific cells.

The first and essential component of connective tissue growing in vitro are typical, elongated, spindleshaped or stellate cells, multiplying with more or less energy and moving forward in all directions out of the explanted piece into the nutritive medium. They send out spear-like processes and are either lying singly or form a loose meshwork.

In the second place the authors describe wandering cells of varying shape and size, scattered in greater or lesser quantities among the spindle-shaped cells.

These two cell types have been identified by many authors in cultures of connective tissue that had endured numerous transplantations (Ebeling 29) and Carrel (9) has even succeeded in obtaining pure cultures of both types.

Moreover, many authors have observed in connective tissue cultures formation of multinuclear giant cells—partly by means of amitosis, partly, by means of fusion (Lambert 48, 49, Lambert and Hanes 50, Weil 71).

The wandering and especially the giant cells exhibit often a very intense phagocytic activity towards the débris of dead elements, accumulated in the culture, as well as towards various foreign bodies, occurring by chance in the latter, such as cotton filaments, or artificially introduced such as spores of lycopodium.

Nothing is known as yet of the origin of the mentioned cell forms in cultures and the facts stated by some authors concerning this question are hypothetic (Congdon 24 and others). The conclusions which Grawitz and his pupils arrived at, are very singular (Grawitz 32, Grawitz, Schlaefke and Uhlig 33)—according to their conception the new cells in cultures of aortic valves and the cornea of mammals are produced by means of new formation out of the fibrous interstitial substance, and not by means of division of preëxisting cells.

Among the special types of connective tissue were studied the blood-forming organs—the spleen, the bone-marrow, the lymph-nodes, as well as the tissue of serous membranes (Drew 28, Foot 30, 31, Lambert 48, Lambert and Hanes 50, Awrorov and Timofeewsky 2, Sundwall 67). Here also the above mentioned long, spindleshaped elements were always to be identified. But at a still earlier stage, directly after the culture had been made, and in a still greater quantity, other various elements with the character of wandering cells penetrated into the nutritive medium. It must be ascertained, that all the endeavours to classify all these cell forms, to identify their origin and to bring them into connection with well known elements of normal tissue have failed. The results were very vague and occasionally even doubtful. Suffices to mention, that according to Foot (31) out of small lymphocytes arise directly fixed connective tissue cells and even fat cells, while granular polymorphonuclear leucocytes, as above stated, produce by way of anaplasia, by losing their granules and rounding up their nucleus, large nongranular dividing cells. There is also no evidence whatever for the assumption, that the „endothelium" plays an active part in the formation of wandering elements.

It is worth mentioning, that Awrorow and Timofeewsky (2) and Champy (18) have observed a well defined growth of rabbit embryo cartilage, the backward differentiation being here, according to Champy, scarcely noted and the formation of new interstitial substance on the contrary going on.

The views of Champy and Kritch (23) concerning blood have already been mentioned—they suggested, that the granular leucocytes of hen and turtle, when placed in vitro in blood plasma, undergo anaplasia and a backward development into nongranular leucocytes. But the findings of Awrorov and Timofeewsky (2) are of far greater importance and interest. In cultures of leucaemic blood of man in rabbit plasma, the lymphocytes, developing gradually, multiplying and undergoing differentiation, were converted into a series of various cell forms—in macrophages, giant cells and even into real spindleshaped or stellate connective tissue cells.

The epithelial tissue of adult animals, as stated, is much less inclined to exhibit an active growth in vitro, than the connective tissue. Nevertheless an undoubtful, well marked proliferation of epithelial elements from mammal embryos could be traced in several cases. Thus Champy (17, 18, 21) ascertained it for the kidney, thyroid and other glands, Awrorov and Timofeewsky (2) for the alveoli of lungs, for the skin and the mucous membrane of the urinary bladder; Lambert and Hanes (50) and others cultivated the epithelium of cancer tumors of rats. According to Champy (21), a conspicuous, thoug faint and slow growth is stated also in the epithelium of glands (f. i. the thyroid gland) of normal adult mammals. Lastly Drew and Uhlenhut (69) have succeeded in securing a culture of epithelium of the skin and kidney of a full-grown frog.

A peculiar histological characteristic of the epithelial elements in vitro, as compared with those of the connective tissue, is their tendency to grow in the shape of thin sheets or membranes. The cells are here more or less flattened, are forming one layer or more and often fuse into a syncytium. These epithelial membranes are spread either on the surface of the glass, or on the surface of the plasma drop itself; in some cases they are investing the surface of the compact masses of connective tissue in the culture. Typically organized glandular tubules are never formed and the growth is, thus, undoubtedly, atypical; as already mentioned, it is combined, according to Champy, with a backward differentiation, resulting in a totally indifferent embryonal cell type.

No signs of growth in vitro have been found up to the present time in the elements of striated muscles. As regards the smooth muscle elements (urinary bladder of rabbit), they are according to Champy (20) intensely multiplying in vitro and undergo anaplasia into simple connective tissue cells.

The question of the capacity of nerve elements to remain alive and to proliferate in vitro has excited the interest of many authors. The classical researches of Harrison (34—37) form the foundation of the whole method of tissue cultivation. They have precisely been carried out, as known, on the embryonal neuroblasts of amphibians. Embedded in a drop of clotted lymph, outside of the organism, these cells remained for a long time in a living state, and though they did not multiply, they underwent special differentiation and formed long processes—naked nerve fibres. Similar

results have been subsequently achieved by other authors (Ingebrigtsen 42 and others) with mammal embryos.

It is known, that though the nerve cells of adult vertebrates cannot multiply, when placed outside of the organism in a nutritive medium, they still remain living for a long time and are displaying the function of the so-called neurocladismus, i. e. they are producing new, occasionally branching outgrowths of variable length.

Whether the elements of neuroglia are able to develop and multiply in vitro, is not yet evinced. The observations of Champy (21), according to which mitosis in the fibres of Müller can be detected in the explanted retina, after degeneration of the nervous elements, admit this possibility.

As regards the cytological observations on tissue cultures, it must be mentioned, that, according to most authors, the reproduction of elements goes on by means of karyokinesis. But, nevertheless, a whole series of observers admit the possibility of amitosis (Champy 19, Foot 30, 31, Drew 28, Sundwall 67 and others), while some are even inclined to give it predominant importance.

A description of the minute structure of cell protoplasma in all various tissues in vitro, and specially of the chondriosomes, is to be found in the work of M. R. Lewis and W. H. Lewis (54). They have studied these cell organoids in fresh state, occasionally with vital dyes and have used fixed preparations as well. But in view of the imperfection of their methods (the preparations were fixed by vapors of osmic acid and examined in toto, without making sections), their results are of but little importance.

All authors, who submitted the tissue cultures to careful histological study, were struck by the abundance of brillant fat globules in the protoplasma of the cells in vitro. Special observations have evinced (Ignatowitch 41, Krontowsky and Polew 46), that it was common neutral fat. Being present in cells displaying great motor and reproductive activity, it cannot be looked at as an indicator of degenerative processes. According to Lambert and Hanes (50) the formation of fat droplets is closely connected with the Altmann's granules (chondriosomes), scattered in the protoplasma, and affords thus an example of „granular fat synthesis". M. R. Lewis and W. H. Lewis (54), however, could not ascertain any relationship between the chondriosomes and the fat formation. The source of fat is in this case evidently to be looked for in the outside medium, i. e. the blood plasma; having in view, however, that, according to Ignatowitch (41), the fat accumulates even in cells, cultivated in Ringer's solution, one can admit the possibility of the formation of neutral fat from the protoplasma itself.

According to Krontowsky and Polew (46) lipoid substances can occasionally be ascertained in small quantities but in old, dying cultures, being the result partly of autolysis, partly of the alteration of neutral fat.

As seen by the foregoing account, the histological and histogenetic data concerning the literature of tissue cultures are very poor. The detailed study of the corresponding morphological problems, inasmuch they are concerning connective tissue and blood, should disclose vast new regions and presents thus a problem of high interest.

In the course of the last two years I have carried out a series of systematical experimental researches, using the method of cultivation of mammal tissues outside of the organism. They were aimed chiefly at the solution of various histological and histogenetic problems connected with the structure and the development of blood and connective tissue elements. I have made during this time several hundred cultures from most various material, from embryos and adult animals as well.

The researches are consequently comprising a great number of separate special problems, though intimately correlated with each other. This suggests by itself the idea of issuing a series of successive separate papers, rather than printing the results of all experiments at once.

The first and chief problem, which I meant to solve, was the comparative study of the different processes of transformation and development, occurring in cultures of connective tissue of the adult full-grown mammal organism. It seemed suitable to begin with the most elementary type of connective tissue—the simple unformed loose fibrous (areolar) tissue, whose various cell elements are well determined, the changes they undergo during inflammation, regeneration etc. being already more or less exactly elucidated (Maximov 55—62). This object is yet of peculiar interest from another point of view: it is precisely the simple loose connective tissue, which is widely diffused over the whole organism and its elements are in most cases the source of the new formation of tissue in vitro.

The purpose of the present study is thus to trace out, as accurately as possible, the changes which various cells of the simple loose connective tissue are undergoing in vitro. Being induced from the very first to compare the occurrences, noted during these experiments, with those, that took place

under the same conditions in various special types of connective tissue, such as lymphoid, myeloid etc., I have also to describe partially the results concerning the latter. But they must be looked at as mere preliminary data. A detailed description of facts, relating to lymphoid and myeloid tissues, the serous membranes etc., will constitute the fundamental part of subsequent papers.

II. Material and methods.

The material for the present work was taken from adult but as far as possible young rabbits. These animals have inasmuch the advantage over others, f. i. guinea-pigs, as their blood plasma clots very slowly.

The technique, used for the cultivation of tissues, needs not detailed description, since, in the main, it corresponds to the well-known method, employed by Carrel (see Carrel 7, 10, 11, Drew 28 and others). But it is obvious, that such experiments require from the investigator an adaptation to the surrounding conditions and a greater or lesser modification of various minute manipulations, which are of great importance for the success of the work, but which to describe is quite impossible.

The starting point of each experiment was the preparation of the nutritive medium, the blood plasma, taken either from the same animal (autogenous), or from another rabbit (homogenous). The blood was always taken from the carotid, a bloodreceptacle devised by E. London having been used (Sheremecinskaja and Mironowa 66). It is certainly evident, that the cannula, the connecting tubule and the receptacle were thoroughly oiled or paraffined, that the latter was placed in a vessel with ice, and all the instruments and necessary implements previously sterilized. Next, the receptacle was put in a centrifuge cylinder, also filled with ice, and the blood was centrifuged during 3—4 minutes at the speed of 3500 revolutions. The transparent plasma was drawn up into a special paraffined pipette, transferred into another small paraffined receptacle with a ground-joint cover and preserved till needed at the temperature of melting ice.

Carrel and several other authors having ascertained, that the growth in vitro is more vigorous, when the plasma is hypotonic, and the concentration of the plasma increasing during the subsequent manipulations in consequence of evaporation, one third part of sterilized distilled water was added to two thirds of plasma.

Small fragments were cut out with proper aseptic precautions from the fresh and living tissue. They were placed in warm Ringer's solution and carefully cut with thin scissors into very small pieces, $^1/_4$—$^1/_3$ mm. in diameter for lymphoid nodes, bone-marrow and similar organs, and of a somewhat larger size for loose connective (subcutaneous or intermuscular) tissue.

Large and very thick hollow ground slides with a cavity 35 mm. in diameter were used as moist cameras. They were placed by one into Petri-glasses, sterilized, and the borders of the cavity covered with sterilized vaseline.

A plasma drop of sufficient size was spread on the surface of a large cover-glass (40 × 40 mm.), placed in the same Petri-glass next to the slide; the piece appointed for the transplantation was then transferred to the drop out of the Ringer's solution by means of a thin section-lifter or a needle. If it be a piece of loose connective tissue, it must be always slightly distended in the drop with glass needles, so that it should be as thin as possible and accessible to examination in living state.

The plasma drop clots after some minutes; the cover-glass is then inverted onto the vaseline ring on the hollow ground slide, sealed with melted paraffine and the Petri-glass with the moist camera placed in an incubator, at the temperature of 38°. We obtain thus cultures in a hanging drop.

Great care should be taken during these manipulations to insure absolute aseptic cleanliness; besides this, one has to work very swiftly. With some experience and the aid of well trained assistants (no less than two), this work presents no difficulties. I did not meet with any trouble while working in our Anatomical Institution; though its equipment is as little favorable as possible for such studies, I have almost never encountered infection by mould or bacteries, the percentage of successful cultures attaining almost throughout 100%.

Should the life of the tissue outside of the organism be prolonged, it must be transferred, according to Carrel and others, to a new medium, to a new moist camera. As I was dealing in the present researches with tissues of adult animals, which are growing comparatively slowly, I had to make the transplantations after 5 or even 6 days.

Firstly plasma is prepared in the usual way. The cover-glass of the culture is removed, inverted and, by means of thin needles, either the whole tissue is cut out of the jelly-like mass of the plasma drop, or only a special part of it, f. i. the newly formed growing zone; the small fragment is then transferred to warm Ringer's solution. If needed, the pieces are cut here into very small particles and after remaining in the bath for 1/4 or 1/2 an hour or less, are transferred in the usual way to new cameras, to similar plasma drops.

By repeating such transplantations, I have obtained a great quantity of new cultures from a few primary cultures of loose connective tissue of adult rabbit; some cultures have survived 12 passages and reached the age of 63 days; they died, because I had to leave off my work.

Recently the connective tissue and the blood have been often studied by means of staining the whole organism with vital dyes—trypanblue and isaminblue (Tshashin 68). It was but natural to adapt this method to tissue cultures and this has been practised already by Hofmann (40). I, too, have often planted pieces of tissue in blue plasma. The latter was obtained in the following way: just before the blood had to be taken, a

certain amount of trypanblue solution was injected into the vein of the rabbit's ear. In spite of the fact, that the growth was as vigorous in the blue plasma, as in the normal one and that certain forms of elements (namely the resting wandering cells, see below) were deeply stained, this method did not give me striking results, such cultures being good only for examination while alive. Fixation with formalin, applied to vitally stained cultures, proved to yield bad results; the cells were badly preserved and the histological picture was rather indistinct. Besides, such cultures cannot be sectionned on a freezing microtome. On the other hand other fixing fluids are always more or less decoloring the tissue.

For the observation of living cultures Nuttal's incubator was used. With the aid of a dry 8 mm. apochromatic objective of Zeiss and a strong compensating ocular, one is able to examine step by step the movement and the development of the cell elements in the hanging plasma drop. Many interesting details are noted thereat, as is stated by all authors; excellent pictures of karyokinesis can be traced out in abundance in various cells, spread over the under surface of the cover-glass.

Proceeding to the description of the histological methods, I have used for the study of tissue cultures, I must ascertain, that an adequate histological technique is here of a still greater importance, than elsewhere. There will be no exaggeration in affirming, that it is easier to obtain a well-growing culture of any tissue, than a good, well-fixed and well-stained preparation of the same culture, and that very little is required in order to spoil and to ruin by fixation or embedding a preparation of great value. As seen by the foregoing survey of literature, the results yielded by the histological studies of tissue cultures are up to the present time very limited, the methods of fixation and staining, used by the previous observers, being in most cases quite inadequate. The method of sectioning fixed cultures has been used only by very few authors (f. i. by Congdon 24); various separate cell forms and the changes they undergo, can be, however, well identified only in sections. The histological technique being therefore of great importance, I shall give here a rather detailed description of the methods used, in order to guard subsequent investigators against the annoying failures, which I often met with.

After removing the paraffin and vaseline from the cover-glass, the latter is taken off from the ground slide and, with the hanging drop adhering to it, is plunged in the fixing fluid. If the fluid be an aqueous solution, it is advisable to invert the cover-glass with the surface, on which the drop is spread, downwards and let it float.

The only suitable solution for fixing cultures, appointed not for sectioning, but for examination in toto, is Carnoy's fluid--Alcohol. absol. 6 parts, Chloroformium 3 parts, Ac. acet. glac. 1 part (C). The glass with the culture remains in the fixing solution for 10 to 15 minutes; it is then transferred to 96%, 75% alcohol, to water and to a weak aqueous solution of Delafield's haematoxylin (H), where it is left floating with the culture downwards for 24 hours. It is then washed thoroughly in distilled water for 24 hours, stained faintly with eosine and mounted in balsam. The culture

treated thus is sufficiently transparent, even if the drop be thick and the tissue dense, and can be examined under high power. But cytological observations cannot be made on such cultures preserved in toto, and the specific structural details of the different cell forms are not clearly recognizable.

Zenker's fluid (with acetic acid) (Z) with subsequent staining with haematoxylin-eosin (HEos) yields also occasionally good results for the examination of cultures in toto, especially when the tissue layer is very thin (fig. 1).

I have used two methods for the fixation of cultures, that were to be sectioned — Zenker-Formol, which had proved of great value in my previous researches (Maximow 63), and Champy (16); the latter is particularly suitable for the display of chondriosomes and fat globules in cells.

The cultures were put in the Zenker-Formol (ZF) solution for 15—20 minutes; then they remained floating in distilled water, that was often changed, for 24 hours; after this they were transferred, by ascending strengths and with addition of iodine, to 96% alcohol. The fixed object being in our case very small and thin, the transferring can go on very quick, taking up in all not more than 3 hours.

The cultures remained in Champy's solution (Ch) (1 p. c. aqueous solution of Ac. chrom. 7 parts, 3 p. c. aqueous solution of Kal. bichromic. 7 parts, 2 p. c. solution of Ac. osmic. 4 parts) for 24 hours; after a quick rinsing in distilled water, the glasses are placed in a solution of 1 part Acet. pyrolignos. rectif. to 2 parts of 1 p. c. water solution of Ac. chrom. for 24 hours. Follows washing in distilled water for 1/2 an hour and transferring to a 3 p. c. solution of Kal. bichrom. for 3 days. The cultures are again washed for 24 hours in often changed distilled water and transferred by ascending strengths to 96% alcohol.

All cultures have been embedded in celloidin, the paraffin method proving in this case to be still less satisfactory, than in various others. The hanging plasma drop enclosing the tissue appears in 96% alcohol as a rather dense mass, of the shape of a very thin and flat spherical segment. It is cut off from the glass by means of a thin sharp razor moistened with alcohol; with some experience this can be achieved so as not to leave the least cell on the glass. The free culture is then transferred to absolute alcohol (for 24 hours) and then, by means of a thin section-lifter and a small brush, to celloidin solution.

The cultures embedded in celloidin were nearly always cut parallel to the surface of the flat drop; serial sections without any loss were always prepared, the adequate thickness for loose connective tissue being 8 μ, for lymphoid nodes not over 6—7 μ; the sections from objects fixed according to Ch should also not surpass this thickness.

For 2—3 day cultures of loose connective tissue another method could be occasionally successfully applied. After opening the moist camera, the piece is taken out of the plasma, distended by means of needles on the clean surface of a small cover-glass and fixed in ZF. This procedure

cannot be adapted to later stages, since here numerous newly formed cells can be injured; moreover, the topographic correlations between the pre-existing and the newly formed elements can be destroyed.

The objects fixed in ZF were stained so as in my previous researches, with Eosin-Azur (EAz) (Maximov 63) or with iron haematoxylin (Eh). The preparations fixed in Ch were stained according to Kull (47) (K).

When fat had to be identified in cultures, they were fixed in 1 p. c. Formalin (F) and stained in toto with Scharlach (S) or Nilblausulfat (Nbl).

III. Cultures of simple loose nonformed connective tissue.

1. General considerations. Description of living and fixed preparations in toto.

Previously to the detailed study of the changes, which various cell elements of loose connective tissue undergo in vitro and which can be traced only in sections, a description must be made of the occurrences, that can be observed in cultures in toto, either living or after fixation and staining of the hanging drop. A clear conception of the topography of the different parts of a culture can be obtained precisely only by the examination of such preparations; the cultures, that are removed from the slide, usually undergo contraction; thus the tissue sheet is occasionally becoming slightly convoluted and crumpled and does not coincide with the plane of the section.

No alterations are seen in the microscopical picture directly after the transferring of the piece of loose tissue to the plasma drop and the clotting of the latter. Well defined, wavy, tortuous, intimately felted collagenous bundles and elastic fibres are discerned. Groups of brilliant fat cells are conspicuously standing out, as well as vessels more or less filled with blood, if present in the piece. Besides, in the thinner and more translucent parts of the latter, are seen at once, even when living, the fibroblasts, with faintly outlined, almost quite transparent and homogenous protoplasma, enclosing a

light nucleus of regular oval shape with its typical nucleoli; next are seen groups of sharply defined, angular, rounded or spindleshaped resting wandering cells with a darker protoplasma, often supplied with several yellowish granules. After CH the conspicuousness of these elements increases. The tissue being here not expanded, but somewhat contracted, the fibroblasts are not the large, thin plates described by myself (Maximow 58) for tissue fixed in situ, but present more compact, usually stellate bodies.

Most of the above authors mention a certain „latent" period, that is to be observed after the preparation of the culture and which lasts till the first symptoms of growth appear. I do not find any reason for such an assumption. It is evident, that cell-division cannot begin at once; but all the changes stated below, endured by various cell elements, begin at once, directly after the preparation of the culture. It is obvious, that if the observation be limited to an examination in toto and with low power, the first fact, which will become conspicuous, is the outgrowth of cells beyond the border of the transplanted piece into the plasma, which event can certainly begin only after a considerable lapse of time.

After 24 hours no new elements can be as yet identified in the plasma round the planted piece, with the exception perhaps of some few isolated amoeboid cells with the character of lymphocytes. Some changes can occasionally be traced already in the depth of the piece itself. They concern the resting wandering cells, which round up, increase in size and evidently aquire a more sharply defined granular structure.

Contrarily to various other, more compact tissues, the loose connective tissue is almost never submitted to necrosis, even in its central parts and in comparatively large pieces. This is easily to be understood, since, when transferred to plasma not yet clotted, it becomes very soon imbibed with the nutritive fluid, which proceeds to penetrate through the clefts between the collagenous bundles.

After 48 hours, in the living preparation and the one fixed with C and stained with H as well, thin, translucent, sharp protoplasmatic processes can be detected on the periphery of the piece, protruding into the surrounding plasma.

They move forward, usually in a radial direction, give off branches and then it becomes evident, that they belong to elongated, spindleshaped or stellate branched cells, gradually emerging from the interspaces belween the collagenous fibres into the plasma. These elements do not produce amoeboid pseudopodies—they merely glide without changing visibly the outline of their spearlike processes, by which fact they are sharply differing from real, comparatively rapidly moving amoeboid elements.

Towards the end of the second day real amoeboid cells are also seen to migrate into the plasma in several places and to move rapidly forward. Their number in the loose connective tissue, during the first two days, is very limited, though it can vary considerably. They are seen in particularly great quantities in the vicinity of fragments of large vessels or nerve bundles, or of fat cell islands, that happened to lie in the culture.

After 3 days the edge of the transplanted piece is totally modified—it is studded with large, spindleshaped, branching, stellate cells, protruding into the plasma, supplied with long, spear or thread-like processes, reminding the threads of a mycelium, now and then provided on the margins with small delicate denticles (see below), but always devoid of pseudopodies. The impression produced is that of small branchy trees or of growing grass. In early stages the protoplasma of these elements is quite transparent; later on it becomes crowded full of bright granules, which partly prove to be fat droplets, appearing on CH-preparations as vacuoles. Their nuclei are oval and supplied with distinct nucleoli. It is often possible to trace out step by step in the described elements intra vitam the process of karyokinesis. After CH typical mitotic figures can be identified.

As regards the amoeboid cells, they, too, are dividing by means of mitosis, but much less often, than the branched cells; thus, their number remains comparatively small, though, as already mentioned, there can be found occasionally limited spaces, where they are collected in great quantities.

The fourth, fifth and sixth days can be looked upon as the culminating period of the culture. The explanted piece is

surrounded by a more or less broad zone of newly formed tissue, very dense at the borders of the piece, gradually loosening towards the periphery and retaining in the main a radial disposition of its constituents (fig. 1). We can easily identify in it at once during life two chief, sharply defined, typical cell forms—the same, whose appearances I have but now described and which have been noted by various authors.

The first type (fig. 1, f), which in cultures of loose connective tissue constitutes the essential part of all present elements, comprises large, stretched, in many cases simply fusiform cells with large, light, oval nuclei. They undergo vigorous mitotic division (f') and migrate into the nutritive medium, forming by their mass the zone of newly formed tissue. The cells vary their shape and correlation according to the different places, they occupy in the culture; in the result a typical and permanent arrangement of the tissue elements in the culture is achieved, which has been stated already by several authors, such as Congdon (24), Champy (20) and others, and which is easily recognized by turning the micrometric screw and focussing the lense on different levels of the hanging drop.

In the depth of the drop itself the branched cells, migrating in all sides out of the explanted piece, retain their typical, slender, spindleshaped form or assume a stellate shape, giving off numerous branched and thin cylindrical processes. They may remain isolated, especially in the outer parts of the newly formed zone, where they proceed to creep forward with their radially disposed spearlike processes; but oftener they run together to form an irregular network, looser towards the periphery, denser towards the centre, at the boundary of the explanted piece.

The same elements, spread over the under surface of the cover-glass, are considerably flattened and assume the shape of large, stretched, stellate, triangular, occasionally even diffusely outlined plates (fig. 1). This sheet of flattened elements represents the best object for observations of living cells, foremost in the dividing stage. On the periphery of the newly formed tissue zone this layer of flattened bodies spreads

over the glass in the shape of radially disposed prominences, consisting of long, rhomboid, intimately connected figures.

A similar layer of flattened cells, though less often, can develop on the under, free surface of the hanging drop.

The second cell form in a richly developed culture retains, too, its primary character—those are round wandering cells, moving actively and forming numerous pseudopodies (fig. 1, m). They are usually scattered singly among the cells of the first type and often penetrate deeply into the surrounding plasma. Their number in cultures of simple loose connective tissue is very inconstant, but always considerably less, than that of the cells of the first type; accordingly they show much more seldom mitosis, except, perhaps, in cultures taken from very young animals.

In many but not all cultures of loose connective tissue after in toto fixation with C and staining with H a development of blood-vessels can be detected. Pieces of the latter, preëxisting in the tissue and transferred to the culture, appear irregularly inflated and constricted and contain often normal or degenerated red corpuscles (fig. 1, v). In various places the endothelium of their wall forms typical, sharp, hollow projections, vascular outgrowths or buds, similar to those, which occur during inflammation (v'). The outgrowths are always directed towards the nutritive medium, i. e. radially.

At the seventh day, occasionally even earlier, the progressive development of the culture comes to a stop and is succeeded by rapidly increasing regressive changes. The cell reproduction ceases, the cells become invaded by a large quantity of fat droplets, round up irregularly and die.

The transplantations executed by me for the prolongation of the life of loose connective tissue cultures yielded satisfactory results. However the latter showed here considerable irregularities and the percentage of successful transplantations did not reach 100%; they succeeded only partly. This is due to various occasional reasons, not always to be easily determined, byt in every case only in the least part to infection by microorganisms. Of predominant importance are the qualities of the old fibrin, which is transferred with the tissue to the new culture. It contracts and shrinks after washing

and sectioning the culture in Ringer's fluid and becomes a compact, finely granular mass. In order that a renewed vigorous development of the transplanted cells in the new nutritive medium should be achieved, their free admission to the new plasma must be secured. If the cells remain closely confined in the old fibrin, even though remaining living, they are unable to overcome the difficulties and to penetrate into the new plasma, and no reproduction takes place in such cases. It is certainly impossible to remove entirely the old fibrin from the living cells when cutting the old culture into pieces and thus the result of the manipulation depends here entirely upon chance. It has been ascertained in every case, that the development and reproduction of cells in the new cultures begins always precisely at the borders of the sectioned fibrin of the old culture. Out of the place where the cells are in direct contact with the new nutritive medium, they radiate in all directions, whereas similar cells, which remained enclosed in irregularly shaped cavities or in clefts in the old compact fibrin, often remain inert (fig. 2).

The old culture being cut at every passage into several parts, it was possible in most of my experiments, in spite of the mentioned infavorable conditions, to keep the connective tissue living for many generations. I succeeded even in getting from one primary culture a large number of new ones, the whole mass of the newly formed tissue surpassing considerably the mass of the first explanted piece. One experiment, already mentioned above, yielded especially good results: from the connective tissue culture of an adult rabbit a large amount of new cultures was obtained; there have been made twelve passages in the course of 63 days. The last series of the cultures proceeded to exhibit great vital vigor and the experiment was cut short only in consequence of the necessity of leaving off entirely the work in the laboratory.

It must be mentioned, that the tissue was growing up to the last passage in simple, slightly hypotonic plasma, whereas according to Carrel (12) and Walton (70) pure plasma cannot suffice even for the continuous growth of embryo tissue and an addition of various tissue extracts is required. Thus, it is very probable, that, had I transplanted adult mammal tissue

into plasma plus the mentioned extracts, the growth would have been still more effective.

Though the period of 63 days is very small in comparison with the space of 28 months, achieved by Carrel (8, 14) and Ebeling (29) for the permanent life of chick embryo connective tissue in vitro, the assumption, that it is possible to obtain a tissue, infinitely growing outside of the organism, an „immortal" connective tissue, not only from the chick embryo, but also from adult mammals, will not be improbable. If it be so, the fact becomes conspicuous, that some elements at least of the body of adult mammals retain in a latent state the capacity of eternal growth and reproduction. The impeding moments being removed, this capacity comes to due development.

Carrel and other authors ascertain, that during long series of passages of chick embryo connective tissue cultures both of the described cell types were always present, long branched elements and amoeboid wandering cells. As stated above, Carrel has sometimes even succeeded in obtaining pure cultures of both types (9).

The results achieved by my experiments on connective tissue cultures from adult mammals are of a somewhat different kind. As already stated, the relative quantity of wandering elements is here not considerable. Both described types could yet be usually traced out in the new cultures, obtained after the first transplantation—the amoeboid cells migrated into the plasma during the first hours after the transplantation and were followed towards the end of the first day by spindleshaped, radially spreading elements. But the number of the wandering cells was always considerably less, as compared to the primary culture. It decreased still more rapidly during the following transplantations and finally the cells disappeared totally, sometimes already after the second transplantation. The only cells, that remain and proceed to grów, are the fusiform and branched cells. They constitute by themselves alone the above mentioned permanent or immortal tissue in vitro (fig. 2).

It can be stated already in living or in in toto fixed cultures, that these elements are of a very uniform character, as regards their shape and their structure. They begin to grow

forward out of the transplanted piece into the new plasma after 6—10 hours; they are yet larger, than in the first culture and present in the majority of cases no longer complex, stellate figures with long branched processes, but are of a somewhat simpler form, spindleshaped or elongated, spearlike or flattened, triangular, rhomboid, wingshaped or, what occurs more seldom, rather thick, angular or rounded bodies, isolated or closely packed in bands or columns, irradiating into the plasma. During karyokinesis these hypertrophic fibroblasts assume a still more compact form (fig. 2, x).

Whereas Carrel and other authors have noted, while observing permanent embryo tissue throughout many passages, that the vital energy increased during the first transplantations and decreased subsequently, I have never met in my experiments on adult tissues with such changes. The energy of the growth seemed to be more or less permanent.

Distributed in large quantities over the surface of the glass, the described cells become flattened and thin, assume occasionally an angular shape and can reach very large dimensions. They often lose the clearness of their outline, so as to resemble a continuous protoplasma sheet with large, regular oval nuclei scattered in it. Similar thin sheets of large flattened cells can extend their growth over large spaces of the under surface of the hanging drop. As regards the inner structure of these cells, they prove, when living, to be crowded full of large, brilliant droplets or granules; after CH vacuoles are seen instead, which give rise to a foamlike structure of the protoplasma.

2. The changes, undergone by various cell elements of loose connective tissue in cultures outside of the organism.

a. Fibroblasts.

The changes begin in these cells directly after the culture has been made. This becomes evident, if the explanted pieces of loose tissue be examined in sections (or in preparations distended on the glass) in short intervals, f. i. every 3—4 hours. The changes concern at first all the fibroblasts

of the explanted piece without exception. Later on, the cells on the free (under) surface of the piece and particularly on the margins, overtake in their development those embedded in the deeper parts and a considerable difference of the inner structure is then often detected between both kinds of cells.

By the first twelve hours a certain contraction of the thin and flattened cell body and a thickening of its outgrowths can be noted. To the end of the first 24 hours the fibroblasts become considerably swelled, their volume increases and karyokinetic division begins, giving rise to the typical, already described pictures (fig. 3, f', 7, f'). During the division the processes are drawn in and assume the shape of short, sharp prominences.

In the course of the second day the fibroblasts increase in number, owing to the progressing division and now it becomes conspicuous, that the cells lying on the free surface and particularly on the borders of the explanted piece, begin to migrate towards the nutritive medium. This is achieved without formation of pseudopodies—the cells are merely gliding over the surface of the collagenous bundles and along the threads of the fibrin network, retaining their general character (fig. 6, f). The former thin, diffusely outlined protoplasmatic plates are only transformed either into simple spindleshaped, in transverse section round cells, or into cells with branched processes, which elongate, hypertrophy and thus aquire the shape of cylindrical, tapering outgrowths. The hypertrophying fibroblasts assume often a very complicated arborizing or spiderlike form. During the third day, proceeding to multiply and to move forward in radial directions, they penetrate into the plasma, run together to form a network and surround the edge of the piece with a wide belt, as described (fig. 1).

It becomes thus conspicuous, that the typical branched cells of the cultures in vitro arise by the direct transformation of the fibroblasts, the latter retaining in the main their former qualities. The changes they undergo are similar to those observed in the first phase of aseptic inflammation. The fibroblasts are also the elements, that constitute the „immortal" cultures, living permanently outside of the organism and surviving an unlimited number of passages (fig. 2).

As above stated, the fibroblasts never display any amoeboid movements and are never supplied with real pseudopodies. The wandering elements, as will be stated below, have nothing to do with them. But at the fourth or fifth day, various arborizing or spiderlike fibroblasts, migrating into the plasma and gliding along the interspaces between the threads of the fibrin framework, aquire rather peculiar contours, which at first sight might give rise to the assumption of their transformation into amoeboid elements. Numerous short sharp or rounded denticles surge on the surface of the long branched processes (fig. 6, f″), so that the margins of the protoplasma appear serrated. Simultaneously, the protoplasma of the corresponding parts of the cell body becomes distinctly basophilic. These changes are usually undergone by the parts of the cell nearest to the explanted tissue piece, the processes projecting and moving forward remaining smooth and even. It may be, that the described condition is due to a strong contractive irritation of the protoplasma. In every case this state is always temporary and does not lead to the transformation of the fibroblasts into real amoeboid elements.

The inner cytological structure of the fibroblasts in the cultures, namely their protoplasma, affords many interesting characteristics, which are undoubtedly indications of an unusual metabolic process. These facts being, apparently, closely correlated with the functions of the chondriosomes, a combination of two histological methods is required for their study, the one, like ZFEAz, affording a general picture of the inner cell structure, the other, such as ChK, securing a good preservation of the chondriosomes. The latter method has moreover the advantage of allowing a strict differentation of the chondriosomes from fat inclusions.

The nucleus of the fibroblasts has, as known, a very characteristic shape (Maximov 55, 58); it retains the latter throughout the innumerable cell generations, constituting the „immortal“ cultures (fig. 2). This fact is occasionally of great importance for the identifying of different cells in a preparation. The nucleus is regularly oval, but seldom kidneyshaped, its membrane is very thin and pale and is seen in the form of an even line. The scanty basichromatin is evenly spread over the

whole framework in the shape of minute dustlike granules. The nucleus is hence of a very light appearance. The nucleoli, one, two, rarely several of them, are very large and stain deeply. In the above mentioned huge fibroblasts in cultures, that have undergone many passages, and especially in those cells, that are flattened over the under surface of the cover-slip, the nucleus, retaining its even, pale outline and regular oval or round shape, can reach, too, gigantic dimensions, becoming at the same time also flattened; the nucleoli are of very considerable size and of coarsely ragged shape (fig. 2, 8).

The cell centre in the fibroblasts of normal loose connective tissue of rabbit is, as known (Maximov 58), represented by a pair of typical centrioles, usually not surrounded by a well defined sphere. In cultures of the first generation, in the spindleshaped or branched fibroblasts, which, multiplying vigorously, penetrate into the plasma and form a zone of newly formed tissue (fig. 1, to the right) the cell centre is sometimes very clearly seen, as a large round acidophilic sphere, enclosing well discernable centrioles. In the lower described coarsely granular fibroblasts the cell centre is usually detected with some difficulty.

In ZFEAz preparations, in the protoplasma of many fibroblasts of the explanted tissue, in the course of the first day of life in vitro, singular granules become conspicuous, staining light pink, i. e. slightly acidophilic; they are never found in normal fibroblasts (fig. 3, 4, 5, f). At first they are very minute and irregularly scattered in the cell body in small groups. At the second, and still more at the third day the granules increase in number and size. Their number varies greatly in the fibroblasts of different cultures made at the same time from one and the same material; it appears, that this depends upon casual, as yet undetermined moments. The number of the granules increases in proportion to the age of the culture; there can hardly be found a 5-day culture, whose fibroblasts should not at least partly be filled up with them. The granules are of particularly large size and particularly numerous in the fibroblasts embedded in the depth of the explanted piece, whereas in the cells migrating from the piece

into the plasma their quantity is much more limited. In old cultures without cell proliferation all fibroblasts (as well as the resting wandering cells, see below) are often crowded full, up to the very end of their outgrowths, of large, round, closely placed granules.

Besides the above granules the protoplasma of many fibroblasts of the same preparation contains small and large vacuoles, joined together in small groups and pushing aside the granules (fig. 3, 4, 5, f). In the centre of some vacuoles a large or small acidophilic granule of the same character is occasionally detected (fig. 5, f). The impression produced is that the granules dissolve from outside inward and form thus vacuoles.

As seen, the fibroblasts generally retain during the subsequent passages their typical outer shape and soon remain alone, devoid of any wandering elements (fig. 2). The granules they exhibited in the first culture are now their permanent indefeasible constituents, transmitted by means of division to all subsequent generations. The whole cell body and its processes are then crowded full of spherical, occasionally very large granules, so that but little is seen of the protoplasma itself.

In these hypertrophic, coarsely granular fibroblasts, evidently adapted already to life outside of the organism, in ZFEAz preparations, in the vicinity of the coarse granules vacuoles are also to be discerned, either scattered singly, or joined in groups. In the fibroblasts, embedded in the masses of the old fibrin, the majority of the large granules are substituted by vacuoles and the structure of the cell body appears therefore coarsely foamy.

The described changes of the fibroblasts living in vitro being intimately connected with the question of the chondriosomes and of the accumulation of fat and lipoids in the cell, it is, hence, opportunely to begin now with the description of the ZFEh and ChK preparations. This will allow to trace out the changes, to which the chondriosomes are subjected in these cells. The same is achieved by preparations treated with FS and FNbl.

My previous researches on the structure of connective tissue cells and specially of fibroblasts (Maximov 55, 58)

have been made at a time, when the chondriosomes were not yet established as essential constituents of all cells. Since then the chondriosome apparatus of the fibroblasts has been described by various authors. On account of the minute size of the object, the chondriosomes can be very well fixed in all cultures even with ZF, so much the more with Ch. After ZFEh they appear black. After ChK they are of a deeply red tinge and are sharply conspicuous on the light greyish-yellow ground.

In normal fibroblasts the chondriosome apparatus consists exclusively of numerous threads of various length, the chondrioconts (fig. 7, f'). They wind their way through the cell body in all directions, radially surrounding often the centre. In thin transparent outgrowths they are extended along the latter. Granules, mitochondria and bead-like threads, chondriomites, occur very seldom.

By staining with Eh a culture preparation, fixed with ZF in the above mentioned stage of the first accumulation of granules in the fibroblasts, very distinct and plain pictures are secured (fig. 7, f) — the black chondrioconts change into bead-like chondriomites and break up subsequently into round granules, the mitochondria, which, increasing in size, seem to transform themselves into the described acidophilic granules. Between the black granules are inserted vacuoles; they also occasionally include granules, that seem to dissolve. It is evident, therefore, on account of such pictures, that the granules represent the product of the direct transformation of chondriosomes. The hypertrophic fibroblasts in the immortal cultures continuously growing in vitro prove after ZFEh to be crowded full of coarse black granules.

After fixation of suitable cultures with F and their staining in toto with S, the protoplasma of the fibroblasts, enclosing after ZFEAz acidophilic granules and, when living, brilliant droplets, is seen to contain red drops in varying quantities; Nbl stains them light pink. This induces us to acknowledge, in accordance with Krontowsky and Polew (46), that simple neutral fat is accumulated in the cells living in vitro. I did not succeed in finding lipoids.

On account of the stated fact it is possible, therefore, to surmise, that the above acidophilic granules, apparently

derived from chondriosomes, are somehow correlated with fat drops. But the described preparations cannot give any clue as to the character of this correlation. The number of the acidophilic granules after ZFEAz is in every case larger, than the number of the drops of neutral fat after FS. Moreover, the question remains unsettled as to the significance of the vacuoles, seen in ZFEAz preparations.

The ChK preparations are of decisive importance for the solution of this question — on one hand the fat drops are here preserved, by staining black and remaining indissolvable; on the other hand real vacuoles must evidently also be conspicuously seen; the granules, acidophilic after ZFEAz, are seen here as very sharply defined, round, greyish-yellow small corpuscles; the chondriosomes appear of a deep red tint.

In ChK preparations, corresponding to fig. 7, f, the chondriomites, the chondrioconts and smaller round granules are stained intensely red. Large granules are, on the contrary, stained greyish yellow or faint pink, all the intermedial stages of tint and size between them and the small granules being present. There is seen, however, besides a great number of large and small granules, stained dark grey. The latter, evidently fat droplets, are in their turn connected by means of various transitory forms with the light grey and pink granules. Light vacuoles are also noted, but in lesser quantity than after ZFEAz. Unfortunately, these relations cannot be represented on a black drawing.

The pictures afforded by the hypertrophic coarsely granular fibroblasts of somewhat older or several times transplanted cultures after ChK are also very demonstrative. The entire cell body is crowded full of large greyish yellow round granules (fig. 8). They are usually not homogenous, their centre appearing lighter than the periphery, or vice versa. Thus we have here formations, similar to complex secretory granules, described among others by M. Heidenhain (38). Greater or lesser quantities of dark red (on the drawing black) chondrioconts are seen, very unevenly distributed in the narrow interspaces between the coarse, greyish yellow granules in a very pale protoplasma; they are often of considerable length and wind their way between the granules. The

red threads are often encircling the granules, closely adhering to their surface. All transitory forms can be traced between the chondrioconts and the chondriomites and mitochondria; the latter, too, are often closely attached as dark red bodies to the surface of the greyish yellow globules. An indistinctly defined area, apparently surrounding the centre, is usually to be seen next to the nucleus; here the greyish yellow granules are less in number and size and the chondriosomes predominate; here too, in this part, less often in other parts of the cell body, are discerned transitory forms between the red mitochondria and the greyish yellow granules — rather large, dark red bodies of various size, gradually changing into the greyish yellow ones. Vacuoles are comparatively seldom to be seen, but after ChK in each coarsely granular fibroblast black fat drops closely joined into groups are becoming conspicuous.

The described pictures justify us in making a positive assumption as to the character and the origin of the granular inclusions in the fibroblasts. Owing to the particular conditions, to which cells in vitro are subjected, the chondrioconts begin to break up into mitochondria; the latter, in their turn, hypertrophy and change into large granules, pink after ZFEAz, greyish-yellow after ChK. On preparations fixed with C and stained in toto with H, the latter are usually entirely dissolved. The granules (as well as the growing secretory granules in the first stage of their development according to M. Heidenhain 38) consist to a considerable extent of a substance of proteid character, which at first is living, as well as the chondriosomes themselves. Subsequently neutral fat is stored in their substance, and in the sequel the whole granule can be thus transformed into a fat drop. If this transformation be not complete, in ZFEAz preparations, where the fat has been dissolved, a vacuole will arise with a granule in its centre, in ChK preparations a more or less deeply stained grey granule. Mature fat drops, including small or no rests of proteid, appear in ZFEAz preparations as empty, light vacuoles, in ChK preparations — as dark grey or even black drops.

As already stated in the literary survey, Lambert and Hanes (50) seem also to have observed in some cells in

vitro a similar process of fat drop formation and ascribe it to certain granules in the protoplasma, whereas M. R. Lewis and W. H. Lewis (54) deny any genetic connection between chondriosomes and fat drops.

It is doubtless, that the described peculiar structures are the visible product of a special metabolism of living substance, adapted to extraordinary external conditions. So long as the accumulation of granules does not reach exorbitant dimensions, the vital energy of the cell is presumably not yet affected and we cannot admit degeneration. We are fortified in this conjecture by the presence of karyokinetic figures, occurring often enough in cells with a large number of granules. The quantity of the latter is however less in early stages of growth, than in old cultures. The granules are particularly numerous in elements embedded in masses of old fibrin and transform here often into fat drops; such cells are in ZFEAz preparations, as already stated, of foam-like appearance and this state must be perhaps looked at as fat degeneration. Isolated, doubtlessly degenerated fibroblasts are certainly very often detected in every culture—such cells are usually distended by large vacuoles or fat drops, their protoplasma is devoid of distinct chondriosomes; the granules derived from the latter fuse here into large irregularly shaped lumps, that occupy often the centre of the vacuoles.

The fibroblasts in cultures, that have undergone many passages are of great cytological interest on account of their large size, of the easiness with which they can be studied when living, and of the singular changes undergone by the chondriosomes. Furthermore it seems possible, that the presence of various other substances, such as glycogen etc., might be identified in them by means of special microchemical reactions. The study of these questions can afford a rich material for subsequent researches.

b. The resting wandering cells.

These cells are, as known, of a very characteristic appearance in the loose connective tissue of the rabbit (Maximov 58). They are almost always arranged in small groups.

In their distinctly outlined, rather dark and dense protoplasma greater or lesser amounts of granules are always embedded, joined in typical, small, angular clods, of a yellowish hue intra vitam, dark blue after ZFEAz, black after ZFEh. These granules enable one always to ascertain the respective cells; they are very stabile and remain intact during the different alterations undergone by the cells. The nucleus is also typical, being of an irregular shape and of darker and smaller size, than the nucleus of the fibroblasts and having a folded membrane. As regards the chondriosomes, experiments with staining them intra vitam with trypane blue (Tshashin 68) have shown, that they have the shape of small granules, of mitochondria. But after ZFEh (fig. 7, b) it becomes obvious, that besides the granules very thin and short chondrioconts are often grouped in certain quantities around the sphere.

The alterations, to which resting wandering cells of explanted pieces of loose connective tissue are submitted, begin very early and these elements lose their normal appearance to the end of the first day. It must be noted, however, that, contrary to the fibroblasts, they exhibit in this respect very often ndividual differences; in one andi the same preparation, in one and the same cell group (fig. 5, b) separate cells can undergo different transformations.

Many of the examined cells, occasionally even most of them, foremost those embedded in the depth of the piece, accumulate in their protoplasma already in the first 24 hours very large spherical granules, of a dull pink after ZFEAz, black after ZFEh (fig. 3, b). After osmic acid (Ch) only a small part of them is blackened; this corresponds to the small quantity of large red drops in the cells after FS. The way in which the development of the granules goes on, cannot be traced out with certainty; it is possible, that here too the chondriosomes play an active rôle and that the essential part of the process is similar to the above changes of the fibroblasts. The granules fill up the whole cell body, reducing the protoplasma between them to very narrow bands; the above mentioned normal angular granules, staining dark blue with ZFEAz, adhere closely to their surface. The nucleus becomes passively compressed, assumes a ragged form, whereas the cell body contracts and rounds up.

The elements containing such granules do not exhibit at first any degenerating changes, some of them being even perhaps capable of dissolving again the granules and becoming mobile; but in the majority of cases they remain passive, do not divide and appear unchanged even at the sixth or seventh day. They are sometimes to be detected in the cultures after the first and even the second transplantation, then they degenerate and disappear.

In all cultures many resting wandering cells, foremost those occupying a peripheric position, undergo changes of another kind, similar to the alterations during inflammation. No large granules are produced, the protoplasma hypertrophies, swells, light, indistinctly outlined, vacuole-like spots appear, the normal angular granules remaining scattered among them, and the cells show amoeboid activity (fig. 5, b, lower cell). They produce pseudopodies and creep out into the surrounding nutritive plasma between the threads of the fibrin framework (fig. 1 and 6, m and m'). Moving thus, the cells often become elongated, worm-like and tortuous, or give off in all directions numerous slender pseudopodies and aquire an arborizing appearance. Contrarily to the fibroblasts (fig. 6, f and f'') all protoplasmatic branches have here, besides other qualities of the cells, viz. their smaller size etc., the character of true pseudopodies, i. e. of inconstant, moving outgrowths, and end in roundings, constantly altering their shape intra vitam. The angular, after ZFEAz dark blue granule heaps, an essential characteristic of the resting wandering cells, decrease in size and disappear. The nucleus retains in the main its former character—it is always of a smaller size and less regular than the nucleus of fibroblasts and is always devoid of large dark nucleoli; occasionally, though not often, mitosis is stated in such cells.

These elements constitute the described amoeboid cells in the cultures.

Transitory forms between the two described extreme types of resting wandering cells are frequent in cultures of simple connective tissue. In spite of a considerable amount of large granules, the cell does not remain inert; on the contrary, it hypertrophies, gives off occasionally very long amoeboid processes, di-

vides and transforms into a typical amoebocyte, into a polyblast, creeping out into the plasma (fig. 4, b and b'). As soon as such a cell comes into the plasma, the coarse granules, which were produced in it, become again dissolved. On the other hand, some of the granules are in later stages transformed into fat drops.

When the tissue is explanted into plasma stained with trypan blue, in the course of the first 24 hours a typical and strongly marked intra vitam staining of the resting wandering cells embedded in the tissue can be identified. It is often possible to trace out in a living preparation the transformation of these blue cells into amoeboid polyblasts and their migration into the plasma. In proportion to their advancing in the latter, they lose however their tinge in most cases.

The wandering elements in the connective tissue cultures in vitro represent thus resting wandering cells (clasmatocytes according to the ancient terminology of Ranvier) that became active and are corresponding thus fully to the so-called polyblasts in the case of inflammation. There is no evidence for the suggestions of Busse (6), that the wandering elements in vitro are produced by means of mobilization of fibroblasts, the fibroblasts and the wandering elements in cultures remaining in all stages sharply defined.

Wandering in the surroundings of the explanted tissue piece the polyblastic cells exhibit the same power of phagocytosis, as when in the organism; this is often observed when small aseptic foreign bodies, such as cotton fibres, happen to be present in the culture. They are soon encircled by whole sheets of closely joined polyblasts, alternating with fibroblasts and intimately adhering to the fibres.

The way of the development of wandering cells in cultures being thus elucidated, the inconstancy of their number and the unequality of their distribution become quite clear. If most of the resting wandering cells be at once filled up with coarse granules, or if, as is stated sometimes, many cells degenerate by means of granular disintegration of the protoplasma and pyknosis of the nucleus, the culture contains but very few polyblasts from the very first. If a vascular or nervous bundle or an island of fat tissue be present in the explanted piece, a par-

ticularly great quantity of polyblastic forms can be stated in such cultures in the respective places. It is also the abundance of preëxisting resting wandering cells which accounts for the large number of polyblasts, found in connective tissue cultures of newborn animals.

Mitosis being on one hand much less often ascertained in resting wandering cells and the polyblasts derived from the latter than in fibroblasts, and degeneration of resting and mobilized wandering cells being, on the other hand, often stated from the very first moments of life in vitro and in all subsequent stages, it becomes conspicuous, why the number of the wandering elements in cultures of simple loose connective tissue of adult mammals is so limited from the very beginning and why they disappear entirely at subsequent transplantations, whereas the fibroblasts become adapted to the permanent life in vitro and continue to multiply.

c. Lymphocytes.

There are very few lymphocytes in the normal loose connective tissue of mammals and, consequently, they are seen very seldom in cultures. By means of amoeboid movements they penetrate into the plasma and probably undergo degeneration. Their fate and transformations in vitro are best studied in cultures of lymphoid tissue, i. e. of lymph nodes (see below). That the lymphocytes are here, and in the blood as well, identical with the small wandering cells of normal connective tissue, has been proved by previous researches (Maximov 58—61).

d. Mast cells.

As they are seen but seldom in the loose connective tissue of rabbits and as they can be well preserved only in alcohol, it is evident, that I could not obtain in my preparations positive results as to their fate in the cultures. I still could often detect isolated specimen in the vicinity of blood-vessels, but they did not show any alterations. An examination in vitro of mast cells of rats, where they are richly developed, would afford great interest; but the fact, that the rat plasma coagulates very promptly, impedes the success.

e. Fat cells.

If isolated fat cells or small groups of them happen to be present in the transplanted piece, very interesting transformations of these elements in vitro can be traced (fig. 5, d). The large fat drops become smaller, split into small droplets, whereas the protoplasma increases and the flattened nucleus rounds up. The spherical cell body assumes at the fifth or sixth day a markedly angular shape and the angles are drawn out in sharp flattened outgrowths. Cells are thus obtained quite similar to ordinary fibroblasts, but containing yet one or several fat drops of various dimensions, which subsequently fade away. Thus, the same anaplasia takes place in vitro, the same backward transformation of fat cells into fibroblasts, as was often described by various authors during starvation and inflammation (Maximov 56).

f. The endothelium of bloodvessels.

As was above stated in the general description of the cultures, the capillary vessels of the explanted piece can remain unaltered among other elements for a certain time and give rise to new outgrowths, as is seen during productive inflammation (fig. 1, v'). The endothelium can be yet found even after the first transplantation in the form of elements more or less markedly differing from the fibroblasts. By and by, from the 3—4 day of life in vitro, this sharp difference fades away. The contours of the vessels and their outgrowths become indistinct, the stretched endothelial elements diverge and join the fibroblasts in their subsequent transformations. This fact in its turn is similar to the changes undergone by capillary vessels during inflammation, when many cells of the endothelium of the cappilaries and the capillary veins, multiplying vigorously, migrate outward and join the fibroblasts.

g. The fibrous ground substance.

It can be noted, when examining the explanted piece of connective tissue, that by the sixth day the collagenous

bundles swell, grow pale and lose their distinct outlines. The elastic bundles also fade and, as seems, split into single pieces. The remaining parts of the fibrous substance gradually fade away during the subsequent passages.

IV. Cultures of inflamed loose connective tissue and of scar tissue.

I have made a series of cultures of loose tissue closely surrounding a piece of sterile celloidin, introduced under the skin of a rabbit three days before the experiment. This tissue afforded the ordinary picture of acute aseptic inflammation and consisted of dividing fibroblasts, of numerous polyblasts of various type and size and of pseudoeosinophilic leucocytes.

The fibroblasts were directly continuing their proliferation and thus, in comparison with cultures from normal tissue, the new formation of cells achieved in the same time unit was much more intense. Fibroblasts with very long, richly branching processes, beset with serrated denticles were predominating. Moreover the whole culture was invaded during the first days with granular leucocytes and polyblasts. All leucocytes finally underwent degeneration. As regards the polyblasts, degenerate forms were also often identified among them, the small, lymphocytelike forms being mostly affected. But most of them, namely the larger polyblasts (derived from the resting wandering cells), proceeded in their development, and, coincidently with not yet mobilized resting wandering cells, were converted into amoeboid cells, migrating into the plasma. Their number was here much more considerable, than in cultures from normal tissue. The polyblasts exhibited here moreover a vigorous property of phagocytosis and I could detect them in several cultures in the vicinity of small foreign bodies and necrotic masses fusing together into small groups and producing polynuclear giant cells.

Transplantations of such cultures of inflamed tissue yielded good results. The fibroblasts, filled up with granules, proceeded to proliferate, while the polyblasts, according to their greater previous number and perhaps their greater vital vigor,

remained present for a longer time, till the fourth passage; then they still vanished, so that finally here also pure cultures of large granular fibroblasts were obtained, similar to those of normal connective tissue.

I used for scar tissue planting the tissue membrane, investing a piece of celloidin, which had been introduced under the skin of a rabbit 54 days before the experiment. It had the ordinary structure of scar tissue and contained two cell types—fibroblasts and typical fixed polyblasts with the properties of resting wandering cells (Maximov 55, 57). The results obtained in vitro were identical with those of the normal tissue. The fibroblasts exhibited a typical growth, that continued during subsequent transplantations, whereas the fixed polyblasts reacted similarly to normal resting wandering cells.

V. Cultures from connective tissue of special types.

As was said, the present work will contain but those data of the respective material, which are necessary for a correct elucidation of the facts described above and dealing with simple connective tissue.

1. Lymph-node tissue.

Pieces of the cortex of mesenteric lymph-nodes of rabbit (pancreas Aselli) were taken for the planting. This tissue develops vigorously in vitro and affords thereby very instructive pictures.

The cortex of a normal lymph-node, including its capsule, trabeculae, follicles and sinuses contains but three different cell types, which must be taken in consideration a priori for due estimation of the facts occurring in vitro—lymphocytes, fibroblasts and reticular cells. Besides the endothelium of blood-vessels can be mentioned.

The lymphocytes of various types are prevailing in number, as known, over other cells.

The fibroblasts are usually distinctly seen on every section in the trabeculae and in the environment of large vessels. But they cannot be traced out in simple sections of normal

nodes in the sinuses and follicles, in the lymphoid tissue itself. However, they must be present here, typical fibroblasts being found already at the first day in the surrounding of a foreign body, artificially introduced into adenoid tissue (B a b k i n a, 3).

The reticular cells, distributed over the fibres of the reticulum, were often the object of special investigations. It is long known, that they are phagocytic. During aseptic inflammation they are transformed into polyblasts by rounding up and mobilizing (B a b k i n a 3). After injection of vital dyes, such as trypan blue or isamin blue into the blood-vessels (T s h a s h i n 68) they absorb large quantities of stain.

The topographic and genetic correlations between the three described cell forms in lymph-nodes are not yet determined. Can the lymphocytes arise by means of proliferation from the fibroblasts or reticular cells, or they are capable only of independent reproduction in the adult organism? Can they, by means of progressive differentiation, be converted into reticular cells? What is the correlation between reticular cells and fibroblasts? Does the adenoid tissue contain in the stroma homogenous elements, that are differentiating in these two directions only during inflammation, or are cells of both types already normally inserted in the reticular stroma, closely packed together, both of them as quite heterogenous elements, escaping distinct discerning on a simple histological preparation only because of the denseness of the tissue and the large number of cells embedded in the latter? The method of tissue cultures in vitro can afford informations of far reaching importance for the solution of these and similar questions.

At the first hours of life in vitro lymphocytes of all sizes are migrating by means of amoeboid movements from the borders of the lymphoid tissue into the plasma. Their protoplasma, blue after ZFEAz, sends forth bulbshaped pseudopodies; occasionally the whole cell becomes elongated; mitosis can be often detected in the larger forms—as seems, oftener than in normal tissue.

In proportion to the migration of the lymphocytes, the tissue becomes looser and its structure more marked. This is favored by the fact, that a comparatively large number of lymphocytes and of other tissue elements perhaps as well

perishes soon, presumably in consequence of the direct action of the trauma (fig. 9, z). This accounts for the fact, that in the tissue, in places remote from the trabeculae, elements become now sharply conspicuous, which are doubtlessly typical fibroblasts in the stage of progressive development (fig. 9, f, f'). They are evidently distributed along the fibres of the reticulum and are spread either singly or in files. They form a well marked dense layer on the periphery of the follicles. Their nucleus has the typical form of a regular light oval with dark large nucleoli. The basophilic protoplasma, very scanty as yet, forms on the surface of the nucleus small triangular sharp bulgings, that give to the whole body the appearance of a short spindle, a triangle or a polygon.

Similar unmistakable fibroblasts are seen everywhere accompanying large vessels and in the trabeculae. Moreover, the thin vessels, enclosed yet alive in the necrotic masses, consist of thick, swelled, loosely joined endothelial cells (fig. 9, e), which latter are also endowed with all the properties of fibroblasts; they become isolated and join the fibroblasts.

Mitosis is often to be stated already now in the described fibroblasts (fig. 9, f'). The cells glide and slowly migrate into the surrounding plasma.

While it is very difficult to discern in sections of normal lymphoid tissue reticular cells from fibroblasts, they are very conspicuous in an explanted piece and are of a quite different appearance (fig. 9, t). They are dispersed singly among the fibroblasts, also, probably, conformedly to the fibres of the stroma. Their very irregularly outlined body is contracted and at the same time swelled. The nucleus, also of irregular shape, has a folded membrane, is pale and devoid of distinct nucleoli. The protoplasma contains vacuoles and a great number of coarse granules, aquiring after ZFEAz a typical green tint and in many respect reminding the above described granules in the resting wandering cells of simple connective tissue. In cultures made in plasma with trypan blue, already after 24 hours, the cells are seen to accumulate blue drops in the same way as in the organism.

The described reticular cells are promptly mobilized, become free and amoeboid, are forming pseudopodies and begin

at once their phagocytic activity. After 6 to 8 hours they emerge from the edge of the piece into the plasma, being here (fig. 9, r), as well as in the piece (t) easily distinguished from fibroblasts. These amoeboid mobilized reticular cells of lymphoid tissue are in entire correspondance with the amoeboid elements, derived in cultures of simple loose connective tissue from resting wandering cells (fig. 6, m), with the sole difference, that they are present in the lymphoid tissue in much greater quantity, exhibit a more energetic vital vigor and, apparently, never accumulate in their protoplasma large acidophilic granules.

To the end of the first 24 hours of life in vitro we can, thus, discern three sharply differing cell forms, entirely corresponding to our primary assumption. A few words concerning their further fate in culture will suffice.

The lymphocytes migrated into the plasma (fig. 9, l, L, s), as well as those remaining in the piece, in cultures made in simple plasma, gradually die away after several (3—4) transplantations. However, they often contrive to differentiate during this period into typical plasma cells yet in the first culture, usually at the fourth day.

If the culture be, however, prepared in a plasma with addition of certain tissue extracts, the lymphocytes remain living for a very long time and undergo a considerable progressive development in vitro in various directions. An interesting and instructive example of development in such a direction is their transformation, by means of hypertrophy, in large amoeboid polyblasts (fig. 10, s), quite similar to those, derived from reticular cells, migrated at an earlier stage in the plasma. Thus, another fact observed in the organism during inflammation is realized here, in vitro—the progressive transformation of lymphocytes into large unicellular roundnucleated phagocytes with the character of macrophages, into typical large polyblasts (Maximov 55).

The fate of the fibroblasts in the lymphoid tissue cultures is entirely similar to the fate of the fibroblasts of simple loose connective tissue. The above cells (fig. 9 and 10, f), increasing in size, assume the typical, spindleshaped, spearlike or branched form, grow rapidly in radial directions into

the plasma, multiply vigorously and form, at the fourth or fifth day of life in vitro, a broad zone of new tissue. Their protoplasma accumulates in the usual way the described coarse granules and fat. In the meshes of the network they are forming, innumerous masses of degenerating and developing lymphocytes and reticular cells are embedded.

The fibroblasts exhibit here also during subsequent passages the same power of unlimited life and development in vitro. In the first three or four series of cultures they are yet accompanied by lymphocytes and reticular cells. Later on they remain in pure culture and the latter is then not to be distinguished from a culture of fibroblasts, obtained from simple loose connective tissue.

The fate of the mobilized reticular cells, migrated as amoeboid phagocytic polyblasts into the plasma, corresponds in the main to the facts, stated above for the amoebocytes in the cultures of simple connective tissue, their reproduction being here only still more powerful and the products of their differentiation and development more complicated and various, especially when plasma with tissue extracts has been used. They often and readily form polynuclear giant cells by means of fusion. As an indication for their origin from reticular cells these polyblasts retain in their protoplasma for a long time granules stained greenly with ZFEAz. They accumulate blue granules in trypan blue plasma.

During the subsequent transplantations the reticular polyblasts also gradually die away, though, occasionally, they can be identified yet after five transplantations, in the shape of large cells, containing a great amount of fat.

2. Spleen.

The spleen tissue has been used by many authors for cultivation in vitro. The results it has yielded in my experiments are very near to those, but recently described for lymph-nodes, which is natural, because of the close correspondance of the cell elements. In the spleen cultures, too, migration of lymphocytes on one hand and reticular cells on the other is stated in the first line, thus giving rise to numerous

polyblasts. By the end of the first day begins the radially directed development of spear-like fibroblasts.

Here, too, the fibroblasts of the ordinary type constitute the permanent „immortal" cell form during the subsequent transplantations, whereas wandering elements are gradually dying away.

3. Bone-marrow.

I did not succeed as yet in securing sufficiently good cultures of bone-marrow of adult rabbits, apparently in consequence of the rich amount of fat cells, embedded in the tissue. But the growth, observed in cultures of particles of bone-marrow from the femur of a new-born rabbit in the plasma of an adult animal, proved exceedingly vigorous and rich, considerably surpassing the occurrences traced in other above mentioned objects.

In view of the strange findings, stated by Foot (31) and Champy and Kritch (23), as to the anaplasia of granular leucocytes and their subsequent backward transformation into nongranulated i. e. lymphoid elements, observed by them in cultures of bone-marrow and blood, my chief attention was devoted to the fate of precisely these elements.

In the course of the first day, a huge number of granular and nongranular wandering elements is seen to emerge from the explanted piece, composed of endochondral spongial bone and embryonal myeloid tissue and to spread quickly over the whole hanging drop.

The granular cells, the myelocytes and leucocytes of various types, pseudoeosinophilic in the first line, seem to possess here great vital power and it is possible to find yet after five days not only numerous living cells of this type, but also mitotically dividing myelocytes. But the majority of these cells still degenerates and dies away. I could not detect any intimation of a backward differentiation according to Foot and Champy.

The nongranular amoeboid elements in cultures of bone-marrow of a newborn rabbit are exceedingly numerous; they proliferate intensely and are very manifold; all transitory forms from small lymphocytes to large polyblasts with the

characteristic of macrophages can be observed. Another work will be devoted to the study of the origin of these elements.

The fibroblasts, multiplying mitotically and growing radially into the plasma, encircle after two days the explanted piece with a wide zone of newly formed tissue, composed of branched cells forming a meshwork. At the fourth day this zone is 2 mm in width and the tissue assumes a dense appearance. The above described wandering cells were dispersed in the interspaces between the fibroblasts.

There are no fat cells to be seen in the bone-marrow of a new-born rabbit (Maximov 62), nor are they, consequently, to be found in the explanted piece during the first two days. But soon great quantities of fat are stored in the protoplasma of the vigorously proliferating fibroblasts of the bone-marrow, besides the well-known coarse acidophilic granules. In cultures treated in toto with FS all proliferating fibroblasts, those embedded in the centre of the culture in the first line, appear at the fourth or fifth day crowded full of occasionally very large red fat drops. Typical ring-shaped fat cells are also not rare. We see here, thus, an example of fat cell formation in vitro from embryonal fibroblasts—a process, stated in cultures of bone-marrow already by Foot (30), and the reverse of the anaplasia of fat cells, described above for cultures of full-grown loose connective tissue. It is evident that the fibroblasts of the bone-marrow of a new-born animal are thus differing from the fibroblasts of other parts of the organism by a quite specific potency of development.

While undergoing subsequent passages, the cultures of bone-marrow from a new-born rabbit show at first a very vigorous proliferation of the fibroblasts and the latter proceed to exhibit their proneness to be converted into fat cells. I lacked time for a long series of transplantations of these cultures, but I still could detect a considerable decrease of the reproductive power of the fibroblasts after six passages. The fat formation also ceased almost by this time and the appearance of the cells became again similar to the described typical, coarsely granular fibroblasts, characteristic for the „immortal" cultures.

No granular cells whatewer were to be seen after the sixth transplantation, but various forms of polyblasts, most frequently in the shape of macrophages and giant cells were yet recognizable in the cultures, though in small quantity.

4. Serous membranes, mesentery.

I have selected the mesentery and not the epiploon as a sample of serous membranes on account of the greater simplicity of the former. The mesentery cultures have yielded very interesting results, which will be published separately. It will suffice now to mention, that here too, after a certain number of transplantations, the usual type of the well known granular fibroblasts remained in pure culture.

5. Peritoneal exsudate cells.

I have made a series of experiments with cultivating in blood plasma cells suspended in the fluid of the abdominal cavity. Their number being very limited in a normal animal, I was induced to call forth artificially the formation of a richcelled exsudate, by means of injecting into the abdominal cavity, three days before the experiment, vaccine lymph or an emulsion of aleuronate.

The first tests yielded at once positive results, a part of the cells of the peritoneal exsudate being transformed into small colonies of spindleshaped or branched fibroblasts, which grew rapidly and were identical to those, derived from fibroblasts of simple loose connective tissue. The pictures afforded by these cultures slightly reminded the description and the drawings of Awrorov and Timofeewsky (2). I had no time to investigate the further fate of these cells, but came at all cases to the conviction, that they are fit for permanent existence outside of the organism during an unlimited number of passages, as well as fibroblasts of other origin.

VI. Conclusions.

The described facts have yielded a series of results of general biological as well, as of special histological value, in

relation to the question of the histogenesis of connective tissue elements and their mutual relationship.

The fact, that the embryonal tissue of mammals and birds, in the first line the connective tissue, when placed in an adequate nutritive medium outside of the organism, is undergoing intense proliferation, became obvious after the first researches of Harrisson (34—37), Carrel (7—15) and Burrows (4,5). That we encounter here not merely preservation of life outside of the organism, as was surmised by some authors (Jolly 43, Dilger 25), but real growth of tissue, effected by cell division, was proved not only by the presence of mitotic figures in cultures, but chiefly by the mere fact, that in the case of sufficient duration of the life in vitro and of a sufficient number of transplantations, an amount of new tissue was secured in the total, in all numerous cultures, which considerably surpassed the mass of the primary explanted tissue. The investigations of Carrel (8, 14) and Ebeling (29) have subsequently shown, that no natural limit can be apparently fixed for the life of chick embryo connective tissue in vitro, and that its elements can reproduce infinitely, if however the external conditions be favorable. Some of the obtained tissue cultures are fully entitled, on account of the corresponding observations, to be called „immortal".

As has been stated in the survey of literature, several authors have subsequently ascertained, that in some cases tissues of adult organism of vertebrates, too, are capable of development in vitro, in the first line the connective tissue. My researches, expounded in the present work, are dealing chiefly with this fact.

It is proved, that the connective tissue elements of adult mammals grow and reproduce in blood plasma in vitro and that the predominant part is played thereat by the fibroblasts. Moreover, during a series of transplantations in new plasma, without any addition of growth inciting extracts, these fibroblasts appear to display an unlimited capacity of growth and reproduction, in the same way, as has been previously ascertained for cells of embryonal connective tissue. The limits of growth could not be established, up to the present time at least. It is thus obvious, that the connective tissue elements

of adult mammals, the fibroblasts, are endowed in latent, potential condition with the capacity of unrestrained growth and reproduction, a capacity exhibited in the organism itself but in exceptional, abnormal cases and on a small scale, as f. i. in the case of inflammation.

When we see, that the fibroblasts of the full grown organism of mammals do not undergo division under normal conditions, but begin to divide and to develop when placed in a nutritive medium outside of the body and produce new masses of tissue, it becomes conspicuous, that these occurrences must be due to new extraordinary external conditions of life, which latter discharge the latent potency of development. The chemical and physical agents of the new medium, surrounding the cells, can act in this case as direct stimuli. It is, however, more probable, that the removal of the regulating and restraining moments, exhibited in the organism by the other elements of the body, is of more predominant importance.

It is very difficult to define the nature of the processes of transformation and development, that occur in vitro in tissues of adult organism, and of the essential differences or similarities, that exist between them and those displayed in normal organism. The growth of the elements in vitro can hardly be called atypical; the cell types, here present, retain in the main their peculiarities and do not produce new forms, unknown in the organism — this must be referred in the first line to the fibroblasts. It is true, that I had never the occasion of observing in the in vitro formed tissue development of fibrous interstitial substance, of collagen and the inner structure of the fibroblasts aquires some particular features; but the characteristic external shape of the cells and the structure of the nucleus remain unaffected.

Some authors (Champy 18—21) mention, as already stated, the „backward differentiation", the „anaplasia", as occurrences dominating in cultures, essential for embryonal and for adult tissues in vitro as well. The above description evinces, that in my cultures of loose connective tissue too the fat cells were losing their fat and were converted again into fibroblasts, and that a backward transformation of the endothelium of blood vessels into similar simple fibroblasts

took place. It may be also, that Champy is correct in his contention concerning the backward differentiation of smooth muscular cells into simple connective tissue cells in vitro— I cannot as yet state my own opinion, lacking the desirable amount of respective material. But I doubt as to the correctness of generalizing such facts and of looking upon the backward differentiation as the essential quality of life in vitro. We have stated, that the chief cell types of connective tissue, the fibroblasts, the polyblasts (resting wandering cells) and the lymphocytes are not converted finally into one general indifferent cell form, as Champy is maintaining even for the epithelium and the connective tissue; they proceed to represent distinctly differentiated cell forms, each doomed to its own fate and, if occasionally they undergo reciprocal transformation, so as f. i. lymphocytes converting into polyblasts, this is performed under particular conditions and in the same way, as observed in the organism.

On the contrary, it is not to be doubted, that the reverse fact is often observed in vitro—differentiating development of elements, accompanied by formation of new, more special and complex cell forms; the result of this development depends on the previous character of the cells and on the external conditions, they encounter in the cultures. This can receive a support in the formation of plasma cells from lymphocytes in cultures of lymph-node tissue, in the formation of giant cells from polyblasts, in the formation of young fat cells from fibroblasts of bone-marrow. As the fibroblasts of another origin, being submitted to similar conditions in vitro, are not transformed into fat cells, as has been already stated, the recently described case evinces, that the preëxisting special qualities of cells, being inert and latent at the time of explantation, become manifest later on, in spite of quite abnormal conditions and determine the character of the products of differentiation in vitro.

As regards the process of reproduction of cell elements in vitro, I have stated typical karyokinesis in all cases whatsoever, where a real productive multiplication was ascertained. In spite of the above mentioned statements of many authors, concerning the rapid reproduction of cells by means

of amitosis in vitro (Champy 19, Drew 28, Sundwall 67, Foot 30, 31), I am inclined to refer these data to unsatisfactory technique.

It is certainly evident, that I have never noted anything like the process described by Grawitz and his pupils in connective tissue in vitro, i. e. new formation of living cell substance and whole cells from fibrous interstitial substance; I surmise, that the maintainance of such extraordinary results can only be explained by the use of totally wrong methods of observation.

Before proceeding to the estimation of the special histological results, achieved in the present work, I think it proper to give a short and general account of the contemporary knowledge of the histogenesis of connective tissue (Maximov 60—62).

The mesenchyme of mammal embryo consists at first of equal, indifferent, spindleshaped and branched cells. Some of them are transformed by means of flattening into the endothelium of vessels. Others, becoming isolated and rounding up, give rise to round wandering cells — the lymphocytes. If the lymphocytes be inside the vessels, they are taken for blood cells, if they be outside, in the mesenchyme, they constitute the wandering elements of connective tissue. The remaining part of the cells, after the splitting off of the endothelium and the free wandering elements, constitutes the fibroblasts, the basis of various types of connective tissue in the organism.

In the adult organism the fibroblasts (with the endothelium of vessels) seem to be sharply defined from the wandering elements. Whether the latter (were it f. i. in the form of lymphocytes, Downey and Weidenreich 27) be able to arise here also newly from the fibroblasts, could as yet not be ascertained.

The wandering elements own from the earliest stage a great variety of histological character; they are notwithstanding potentially all alike and the histological diversities are probably due merely to the differences of the external conditions of life, to which individual cells are subjected. Moreover, all these various types are always connected by gradual tran-

sitory forms. Two typical histological forms of wandering elements can usually and most frequently be distinguished in embryos of later stages and in adult organisms as well—the lymphocytes and the resting wandering cells.

In a mammal embryo of not too early stage of development great quantities of large amoeboid cells, with a rich amount of protoplasma and a round or beanlike nucleus, are scattered over the whole body between the fibroblasts in the simple loose connective tissue (Maximov 60, 61). At a later stage of embryonal life the greater part of them becomes again motionless; the cells expand and flatten, give off processes and remain in the adult organism, in the loose connective tissue, as resting wandering cells (clasmatocytes according to the terminology of Ranvier).

I have long ago expressed my opinion, that in the adult organism elements, identical with the resting wandering cells and endowed with similar histological and biological qualities, are also present in various special types of connective tissue—the reticular cells of the stroma of the lymphoid and myeloid tissue, the cells of Kupffer in the liver, a part of the endothelium of the bloodvessels in the suprarenal glands, the cells of the taches laiteuses in the epiploon etc. All these elements, similarly to the resting wandering cells in simple loose connective tissue, are mobilized during inflammation and are transformed thereat into amoeboid phagocytic polyblasts, giant cells etc. (Babkina 3). They are stained in the same way intra vitam with trypan blue and isamin blue, absorbing in their protoplasma large quantities of these stains (Tshashin 68). They are thus real nephrophagocytes.

The lymphocytes multiply independently in certain, more or less sharply defined regions of the connective tissue, namely in lymphoid and myeloid organs; hence they are spread over the whole organism with the lymph and the blood and wander actively about in the connective tissue.

Aschoff (1) and Kiyono (44, 45), confirming the findings of myself, Babkina and Tshashin concerning the vital staining of the resting wandering and reticular cells, their participation in inflammation etc., and also referring them all to one group under the name of histiocytes, deny on the other

hand any genetic correlation between them and the lymphocytes. According to our observations, however, the lymphocytes are able to be transformed under suitable conditions, by means of hypertrophy and differentiation, into the most various types of wandering elements, in polyblasts, resting wandering cells etc., and to assume all the qualities of the histiocytes of Aschoff and Kiyono, in the first line the property of phagocytosis and of accumulation in their protoplasma of certain coloring matters in colloid solution. According to our opinion the lymphocytes are not sharply defined from the other wandering elements of the adult organism, but constitute merely one of the functional forms, which the latter can assume, a form adapted to easy and rapid travelling in the organism with the blood and lymph current.

According to my expectation, my researches on the development of various types of connective tissue of adult organism in vitro come in full support of my statements, I have just cited.

The fibroblasts proved to be a cell form markedly different from the wandering elements. They are not converted in amoebocytes in vitro, no more than in the organism, as f. i. in simple connective tissue during inflammation. On the other hand, whereas in the organism, in late stages of scar tissue formation, some of the fixed polyblasts can finally be transformed into fibroblasts (Maximov 55), the fibroblasts in vitro never derive from any wandering elements.

The fibroblasts revealed in vitro closer genetic relations only towards the endothelium of bloodvessels—the latter, previously giving off outgrowths, seemed to be converted later on in ordinary fibroblasts. This is easily to be understood, since the endothelium represents merely fibroblasts modified in a certain way. Similar results were found for fat cells.

Among all the cell elements of connective tissue of the adult organism the fibroblasts proved to be the most stabile and possessed of the greatest vitality. In the first days of life in vitro the wandering elements, too, are developing, but later on, during subsequent transplantations, they disappear sooner or later, undergoing gradual degeneration; lastly, the only elements encountered in cultures of whatsoever type of con-

nective tissue are fibroblasts in pure culture; they seem to retain for an unlimited time their power of reproduction.

Next it was evinced, that the modifications undergone in vitro by the resting wandering cells of simple loose connective tissue, namely their transformation into amoeboid polyblasts, are identical with the modifications of the reticular cells of lymphoid and myeloid tissue under the same conditions. The latter are also mobilized and creep out into the plasma in the form of polyblasts. Both kinds of cells are absorbing stain in their protoplasma, when the surrounding medium in vitro contains trypan blue. It is very probable, that should a piece of liver with cells of Kupffer be taken for explantation, the latter would also transform into amoeboid cells.

In the pathological histology the origin of numerous abnormal cell forms is usually attributed to the endothelium of blood and lymph vessels, the endothelium of lymph sinuses in lymph nodes etc. It is furthermore presumed, that the so-called epithelioid and endothelioid cells, the macrophages, the giant cells etc. originate in the endothelium too. There is no doubt, that, according to the recently expressed opinion of Downey (26), we have to do in this case with a misapplication of the term „endothelium", with lack of clear comprehension of its real meaning. The notions originating thus in the pathological histology were applied to the tissue cultures and we have stated, as above seen, that a series of authors (Congdon 24, Drew 28 and many others) have actually referred the origin of various cell forms to the same problematic source—the endothelium.

The ordinary endothelium of the blood-vessels (and probably of the lymph-vessels, too) is closely related to the fibroblasts and we see accordingly, that during inflammation and in vitro as well, its cells are easily and promptly joining the fibroblasts in their development, any difference between them disappearing. No other cell form can be derived from the ordinary endothelium in the adult organism, to say nothing of the wandering elements. The amoebocytes in the lymphoid and myeloid tissue cultures (as well as during the inflamma-

tion of these tissues) are derived not from the endothelium, but from reticular cells, which certainly are occasionally lining the channels, where the lymphstream is moving, but they cannot, however, be identical with the endothelium; they belong to the group of wandering elements.

In cultures of lymphoid and myeloid tissues, made with pure hypotonic plasma, the lymphocytes, though remaining for a long time living and even multiplying, do not undergo any progressive differentiating development and remain sharply defined from other wandering elements, in the first place from the amoeboid polyblasts, which arise, as we have seen, from reticular cells. But few of them are transformed into plasma cells. One might be inclined to find here a support for the above mentioned views of Aschoff and Kiyono. But, in reality, it proves to be otherwise.

As has been already stated by Babkina (3), the lymphocytes in the lymphoid tissue react in the case of inflammation also only very slowly and are not so readily converted into polyblasts, as during inflammation of simple loose connective tissue, where they migrate out of the vessels—also apparently an argument against their being related with the histiocytes. But this can be probably (Maximov 59) explained by the fact, that they are here at the source of their development, that they are young and not ripe enough for the manifestation of their potency of development. Besides, adequate conditions are evidently required from the chemism of the medium for the display of this quality, and these conditions are surely lacking in the lymphoid tissue.

The progressive development of the lymphocytes can be successful only in the case, if they be mature, and, chiefly, if they be placed into special, favorable conditions. In the organism they are transferred into the blood, distributed over the various tissues and doubtlessly often get into suitable surroundings. In the in vitro cultures such conditions can be secured artificially by using plasma with tissue extracts instead of simple plasma. In such cases the lymphocytes are displaying, as has been already mentioned and as will be described in a subsequent paper, a very vigorous vital energy, produce by means of differentiating development various cell forms and

are transformed into amoeboid polyblasts, similar to those, which arise in the same cultures spontaneously by means of the mobilization of reticular cells.

EXPLANATION OF FIGURES. Pl. VII—IX.

Plate VII.

Fig. 1. Sector from edge of 5-day connective tissue culture from young rabbit; a shows dense richly nucleated connective tissue, with irregularly dilated blood-vessels (v) containing disintegrating débris of erythrocytes and leucocytes. On the right seen moving out of this tissue into fibrin mass (not represented on the drawing) elements of two kinds: firstly — fibroblasts (f), in majority of cases elongated, spindleshaped, more seldom flattened on the surface of the fibrin or the glass, angular or diffusely outlined; in fibroblasts frequent mitosis (f'); secondarily—intensely amoeboid wandering cells (m) of greater or lesser size, occasionally with mitosis (m'); degenerate forms are also occurring. From old vessels are developing typical sharp outgrowths.

Preparation in toto; fixation Z, staining HEos. Apochromate Zeiss 8 mm, comp. oc. 6.

Fig. 2. Connective tissue culture from adult rabbit, having endured in course of 39 days 7 transplantations; four days after last passage. Out of clefts between masses of dense old fibrin elongated, spindleshaped, more seldom multibranched or flattened cells of one type (fibroblasts) grow into the surrounding new fibrin with loose reticular structure, shown in the part nearest to the old fibrin. Their protoplasma contains a greater or lesser number of coarse round granules, after EAz pink; x shows mitosis in such cell. Débris of disintegrated cells in several places.

Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 8 mm., comp. oc. 6.

Fig. 3. Loose connective tissue of adult rabbit, 2 days after explantation into plasma. In fibroblasts (f) protoplasma partly vacuolised (dissolved fat), partly accumulating small and large granules, as described in the text; f' shows mitosis of contracted fibroblast. Yet seen group of 8 resting wandering cells (b), their protoplasma crowded full of large round granules, stained pink with eosin; between seen rests of angular granules, typical for normal elements of this kind, stained dark blue by EAz. Collagenous fibres are seen between the cells.

Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 8.

Fig. 4. Similar preparation from another animal, 5 days. Fibroblasts (f) of usual appearance, with vacuoles and granules. The resting wandering cells (b) exhibit here intense activity, become amoeboid, form pseudopodies and multiply (b'). In their protoplasma here, too, though in lesser number,

seen the same coarse acidophilic granules, normal dark angular small granules and vacuoles (fat drops).

Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 8

Fig. 5. Similar preparation from another animal, 5 days. Fibroblasts of usual appearance with vacuoles (fat drops) and granules, here particularly clearly defined within the light vacuoles; d—two fat cells, loosing fat and transforming into simple fibroblasts; b—group of three resting wandering cells, each exhibiting various modifications; the upper (but partly seen in section) crowded full of granules (as on fig. 3); the middle identical with similar cells on fig. 4; the lower contains no clear large granules, but is filled with round vacuoles including indistinct pale granules, and reveals the ordinary normal dark granulation.

Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 8.

Plate VIII.

Fig. 6. 4-day loose connective tissue culture from young rabbit; peripheric zone. In the loose fibrin network are scattered two kinds of cells, moving out of the explanted piece towards the periphery (the same as represented on fig. 1 under low power). Fibroblasts (f) partly retain typical appearance, partly (f″) reveal slightly basophilic protoplasma, seem to be contracted and are beset with numerous small rounded denticles. Wandering cells (m) reveal the character of the so-called polyblasts, contain in their protoplasma vacuoles (fat) and round, light pink, variously sized granules, and occasionally (though much more seldom, than fibroblasts) multiply by means of karyokinesis (m′).

Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 8.

Plate IX.

Fig. 7. Three cells from loose connective tissue of rabbit, 5 days after explantation into plasma; f—fibroblast, in whose protoplasma coarse granules and vacuoles are formed between the chondriosomes ; f′—mitosis of a fibroblast with chondriosomes in protoplasma; b—resting wandering cell, in a state corresponding to similar element on fig. 5 (b, lower cell); next to the nucleus the sphere, enclosing a group of centrioles and surrounded by a dense ring of chondriosomes, partly granules, partly delicate threads. Remaining protoplasma filled with vacuoles (fat?) and containing the normal, angular, deeply staining granules.

Fixation ZF, staining Eh. Apochromate Zeiss 2 mm (homog. immers.), comp. oc. 12.

Fig. 8. Cell from 42-day, 8 times transplanted loose connective tissue culture from adult rabbit (4 days after last passage). Whole protoplasma full of very large, round granules with light centre and dark (in nature greyish-yellow) periphery; between them chondrioconts (in nature red).

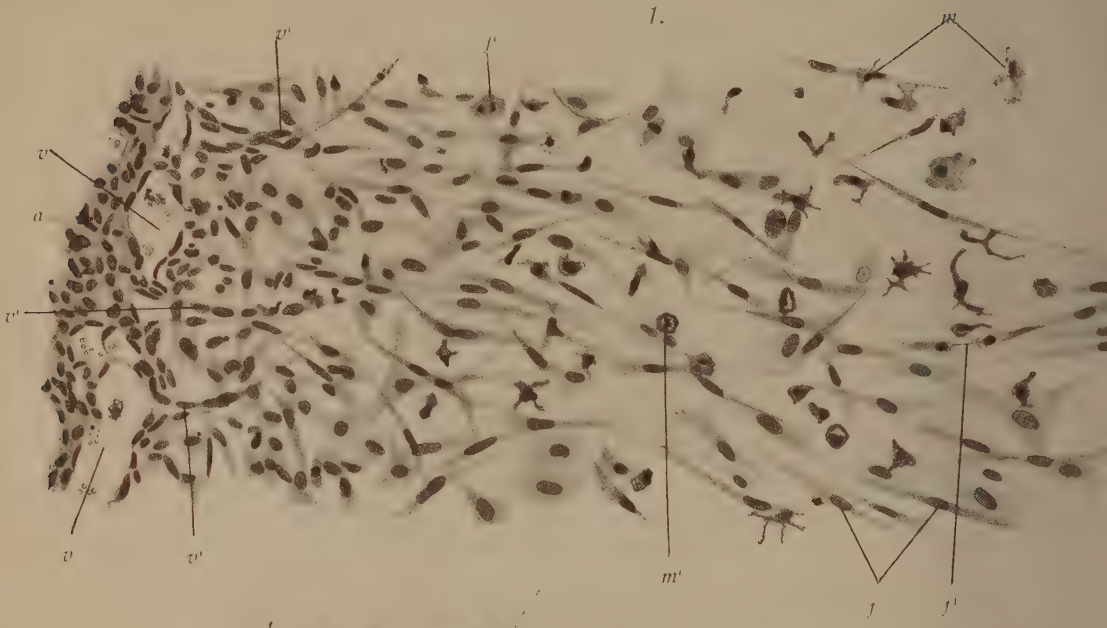
Fixation Ch, staining K. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 12.

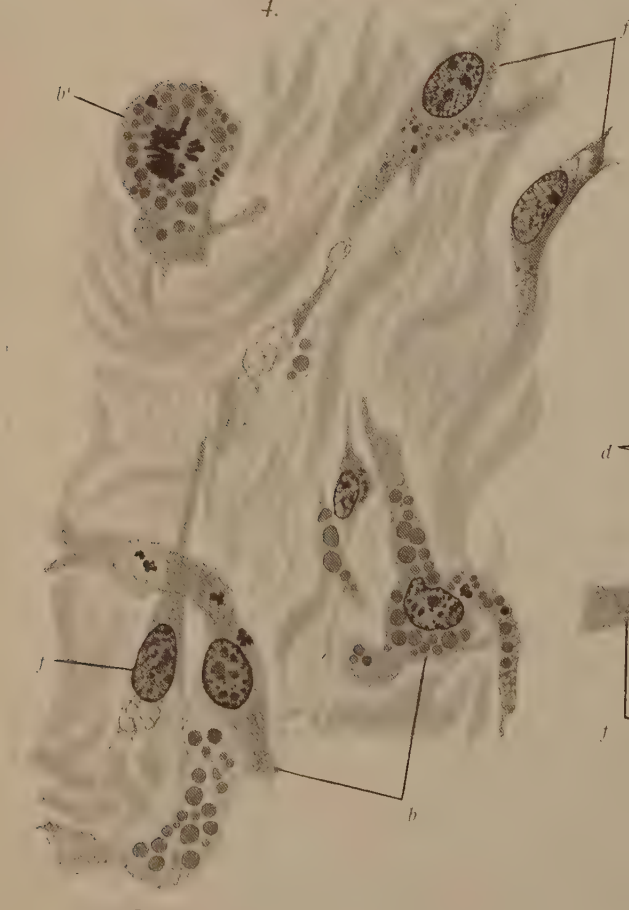
Fig. 9. Border of explanted piece from lymph-node of adult rabbit, stage 24 hours. In the tissue, in a pale, indistinctly granular mass (z) with débris of dead cells scattered in it, 3 cell forms are seen very distinctly. Firstly fibroblasts (f), quite similar to those of simple loose connective tissue and also multiplying (f'). Secondarily reticular cells (t), quite similar in internal structure (and in biological characteristics) to the resting wandering cells of simple loose connective tissue. Thirdly lymphocytes, small (l) and large (L), with transitory forms. Next are seen fragments of vessels, whose endothelium (e) is gradually joining the fibroblasts and ceases to differ from the latter. All these cells migrate out of the explanted piece into the surrounding fibrin (h, left upper part of drawing). Fibroblasts remain hereat unaltered, reticular cells transform into wandering elements (r) with character of polyblasts; lymphocytes, retaining in considerable part for long time their characteristics (l, L), undergo in a certain part progressive changes, increase in size and aquire richer and less basophilic protoplasma (s).

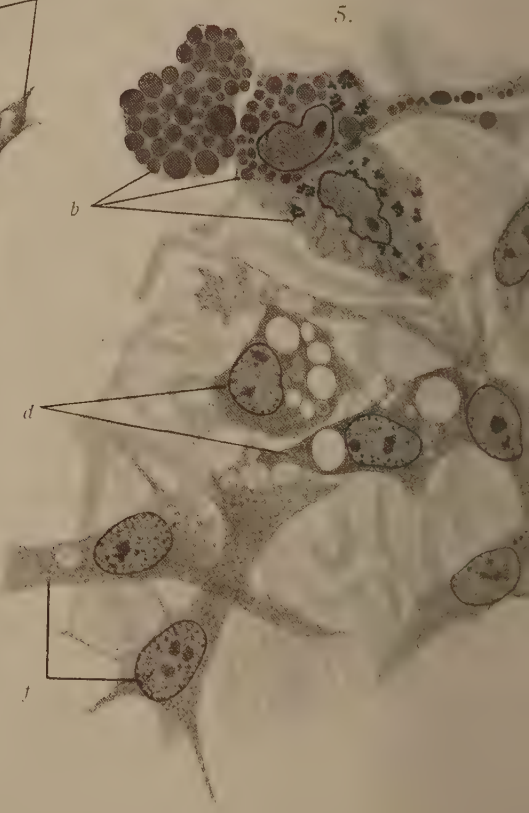
Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. immers.), comp. oc. 8.

Fig. 10. Lymph-node culture from young rabbit (3 days) in plasma with addition of tissue extract. In the zone of newly formed tissue among fibroblasts (f) seen lymphocytes (l) fixed in state of intense amoeboid movement. Part of them increases, their protoplasma becoming richer and less basophilic (s); the cells become thus very similar to wandering polyblastic elements (r), arisen from reticular cells; r'—mitosis of a cell of this kind.

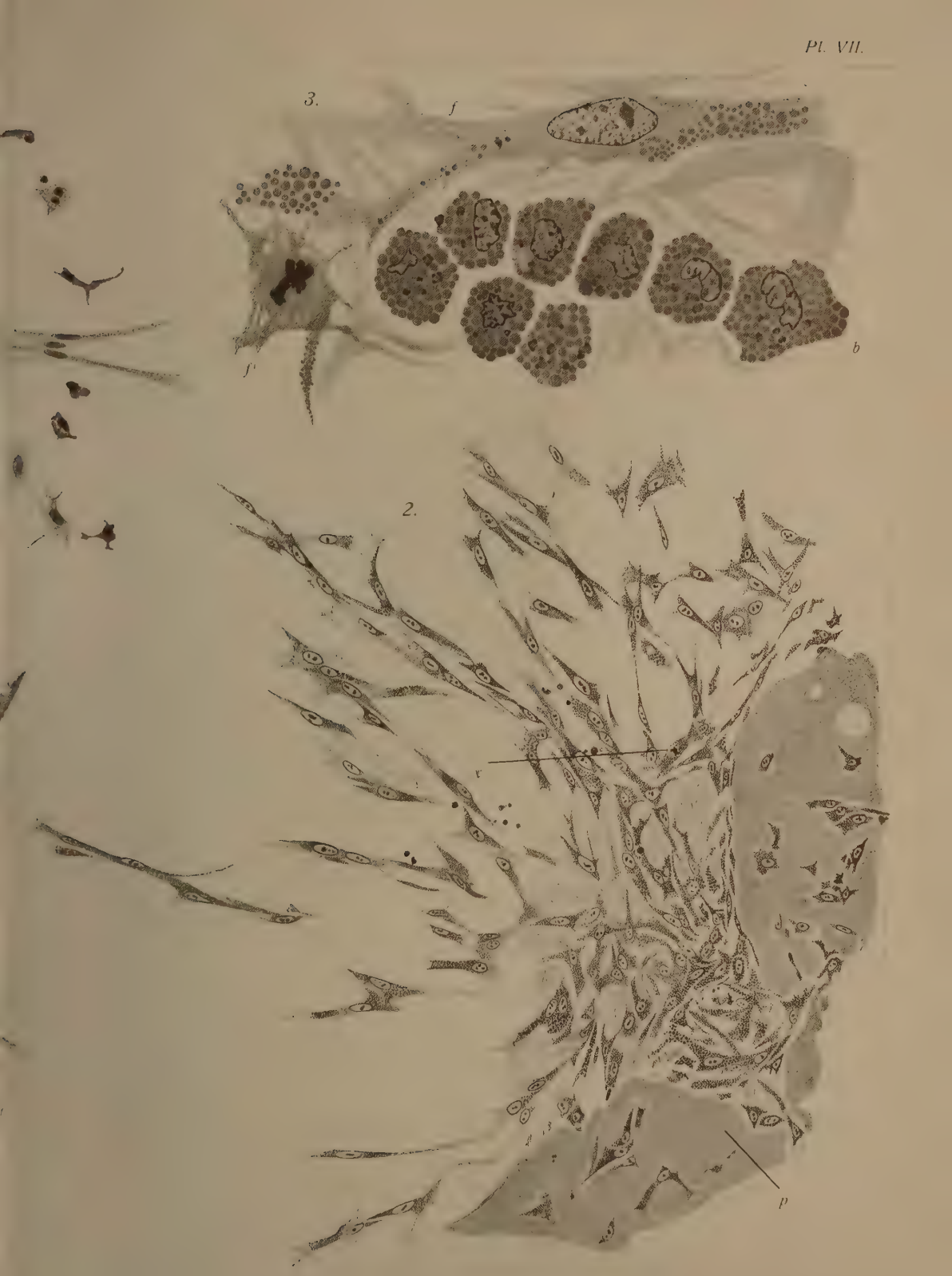
Fixation ZF, staining EAz. Apochromate Zeiss 2 mm. (homog. imm.), comp. oc. 8.



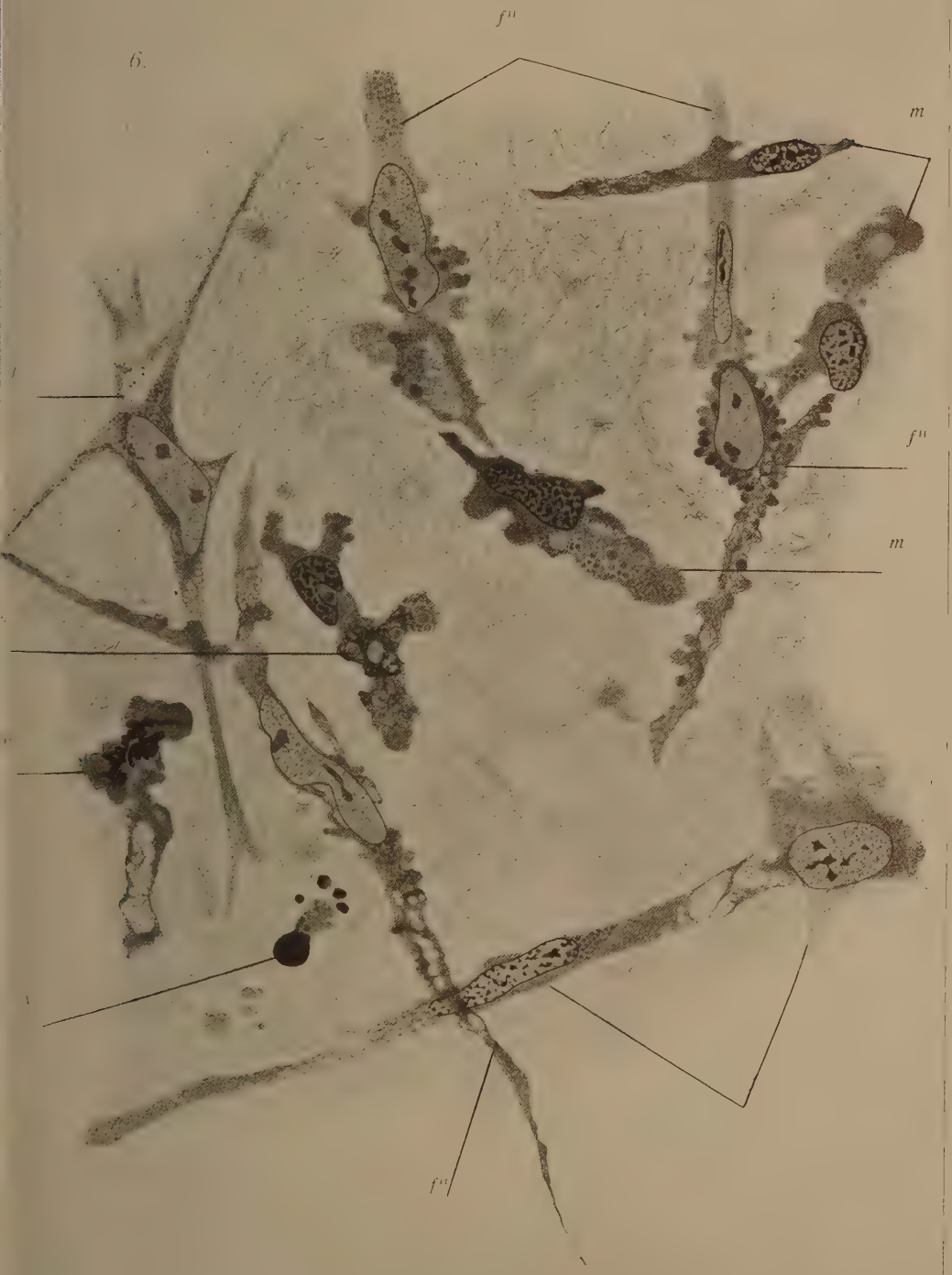




A. Maximov del.



Photozinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.

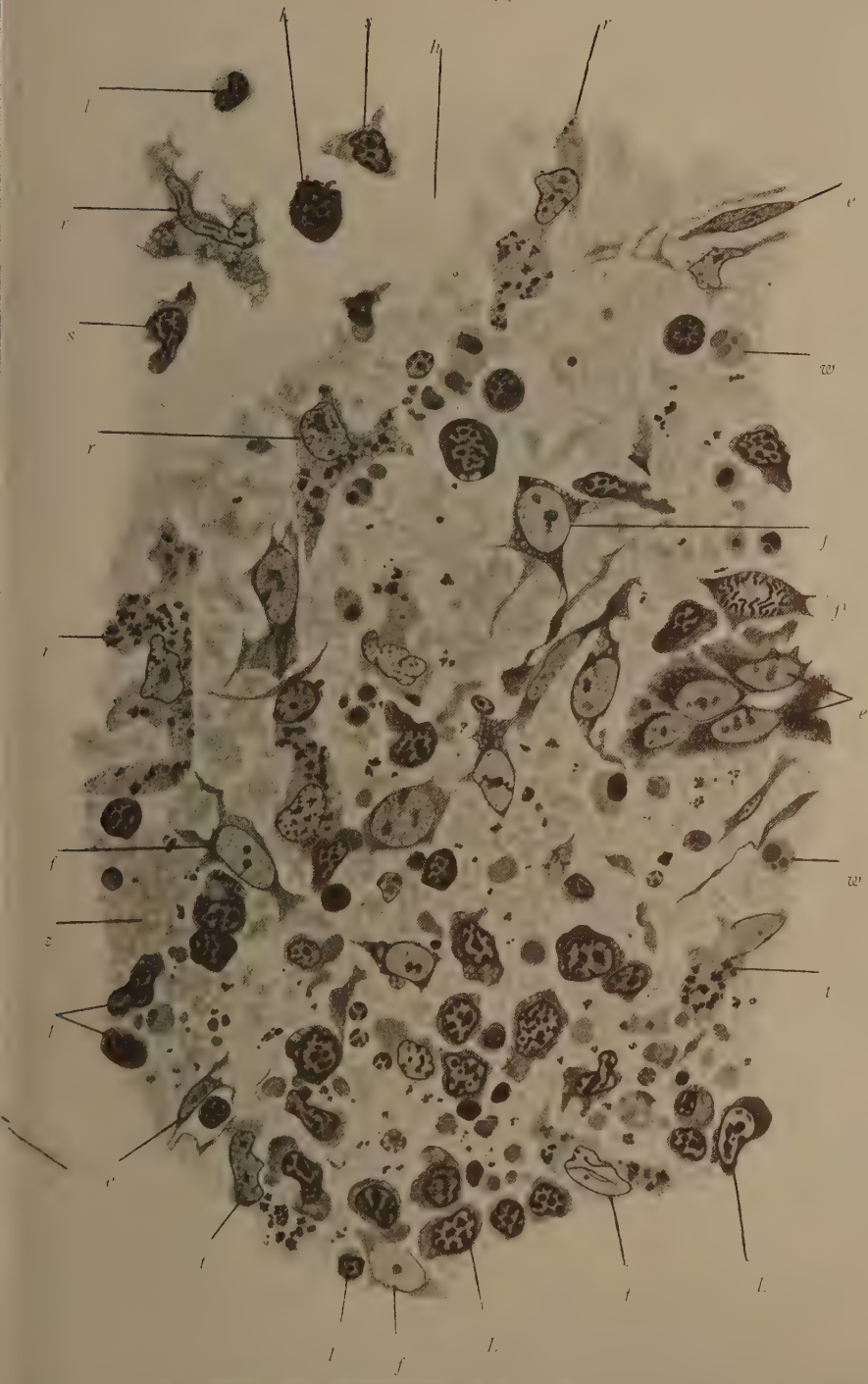


A. Maximov del.

Photozinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.

A. Maximov del.

9.



Photozinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd

BIBLIOGRAPHY.

1. Aschoff. Ein Beitrag zur Lehre von den Makrophagen etc. Verh. d. deutsch. path. Ges. 16 Tag., Marburg, 1913.
2. Awrorov and Timofeevsky. Experiments on cultivation of tissues in vitro. Tomsk, 1914. (Russian). The same in Virchow's Archiv, B. 216, 1914.
3. Babkina. Alterations in the tissue of blood-forming organs during aseptic Inflammation. Dissertation (Russian). Petrograd, 1910.
4. Montrose T. Burrows. The tissue culture as a physiological method. Publications of Cornell Univ. Medic. College; Studies from the Departm. of Anatomy, Vol. IV, 1913—1914.
5. Id. Grafting of normal tissues as dependent on zoological individual affinity: autoplastic, isoplastic, heteroplastic tissue culture in vitro. Publications of Cornell Univ. Medic. College; Studies from the Departm. of Anatomy, Vol. IV, 1913—1914.
6. Busse. Ueber Züchtungsversuche nach Carrel. Bericht über die 17 Tag. d. deutsch. path. Ges., München, 1914. Zentralbl. für allg. Path., B. 25, № 9.
7. Carrel. Die Kultur der Gewebe ausserhalb des Organismus. Berl. klin. Wochenschr., B. 48, 1911.
8. Id. On the permanent life of tissues outside of the organism. The Journal of Exper. Med., V. 15, 1912.
9. Id. Pure cultures of cells. The Journal of Exper. Med., V. 16, 1912.
10. Id. Neue Untersuchungen über das selbständige Leben der Gewebe und Organe. Berl. klin. Wochenschr., 1913, № 24.
11. Id. Neue Fortschritte in der Kultivierung der Gewebe ausserhalb des Organismus. Berl. klin. Wochenschr., B. 49.
12. Id. Contributions to the study of the mechanism of the growth of connective tissue. The Journal of exper. Medicine, V. 18, 1913.
13. Id. Artificial activation of the growth in vitro of connective tissue. The Journ. of exper. Medicine, V. 17, 1913.
14. Id. Present condition of a strain of connective tissue twentyeight months old. The Journ. of exp. Medicine, V.20, 1914.

15. Carrel and Burrows. Cultivation of tissuesin vitro etc. The Journ. of exp. Medicine, V. 13, 1911.
16. Champy. Recherches sur l'absorption intestinale etc. Archives d'Anat microscopique, T. 13, 1911—12.
17. Id. Sur les phénomènes cytologiques qui s'observent dans les tissues cultivés en dehors de l'organisme. I. Tissus épithéliaux et glandulaires (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 72, 1912.
18. Id. La dédifférenciation des tissus, cultivés en dehors de l'organisme. Bibliographie anatomique, T. 23, 1913.
19. Id. Réapparition d'une prolifération active dans les tissus différenciés d'animaux adultes cultivés en dehors de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 75, 1913.
20. Id. Notes de biologie cytologique. Quelques résultats de la culture des tissus. I—Généralités; II—le muscle lisse (Note préliminaire). Archives de Zoologie expérimentale, T. 53, Notes et Revue, 1913.
21. Id. Nouvelles observations de réapparition de la prolifération dans les tissus d'animaux adultes cultivés en dehors de l'organisme (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 75, 1914.
22. Id. La présence d'un tissu antagoniste maintient la différenciation d'un tissu cultivé en dehors de l'organisme (Note préliminaire). Compt. rend. soc. biol., T. 76, 1914.
23. Champy et Kritch. Sur le sort des éléments du sang séparés de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 77, 1914.
24. Congdon. The identification of tissues in artificial cultures. The Anatomical Record, V. 9, 1915.
25. Dilger. Ueber Gewebskulturen in vitro unter besonderer Berücksichtigung der Gewebe erwachsener Tiere. Deut. Zeitschr. f. Chirurgie, B. 120, 1913.
26. Downey. The so-called „endothelial" cells. Anatomical Record, V. 9, 1915.
27. Downey und Weidenreich. Ueber die Bildung der Lymphozyten in Lymphdrüsen und Milz. Arh. f. mikr. Anat., B. 80, 1912.
28. Drew, G. Harold. On the Culture in vitro of some tissues of the adult frog. The Journal of Pathology and Bacteriology, V. 17, 1912—13.
29. Ebeling. The permanent life of connective tissue outside the organism. Journ. of exper. Medicine, V. 17, 1913.
30. Foot, Nathan Chandler. Ueber das Wachstum von Knochenmark in vitro. Experimenteller Beitrag zur Entstehung des Fettgewebes. Zieglers Beiträge, B. 53, 1912.
31. Id. The growth of chicken bone marrow in vitro and its bearing on haematogenesis in adult life. Journ. of experiment. Medicine, V. 17, 1913.
32. Grawitz, Paul. Abbau und Entzündung des Herzklappengewebes. Berlin, Schoetz, 1914.
33. Grawitz, Schlaefke und Uhlig. Ueber Zellenbildung in Cornea und Herzklappen. Greifswald, Adler, 1913.

34. Harrison, Ross G. Observations on the living developing nerve fiber. Anat Record, V. 1, 1906—1908.
35. Id. Further experiments on the development of peripheral nerves. American. Journ. of Anatomy, V. 5, 1906.
36. Id. The outgrowth of the nerve fibre etc. Journ. of experim. Zoology, V. 9, 1910.
37. Id. The cultivation of tissues in extraneous media as a method of morphogenetic study. Anatom. Record, V. 6, 1912.
38. Heidenhain, M. Plasma und Zelle, I. Jena, Fischer, 1907.
39. Hertwig, O. Methoden und Versuche zur Erforschung der vita propria abgetrennter Gewebs- und Organstückchen von Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., B. 79, 1912.
40. Hofmann. P. Vitale Färbung embryonaler Zellen in Gewebskulturen. Fol. hämat., Archiv, B. 18, 1914.
41. Ignatovitch. Fatty degeneration in vitro. Records of the Petro grad Biol. Labor. 15, 1915. (Russian). The same in Compt. rend. soc. biol., T. 76, 1914.
42. Ingebrigtsen. Regeneration of Axis-Cylinders in vitro. Journ. of experim. Medicine, V. 18, 1913.
43. Jolly. Sur la survie des cellules au dehors de l'organisme. Compt. rend. soc. biol., T. 69, 1910.
44. Kiyono. Die vitale Karminspeicherung. Jena, Fischer, 1914.
45. Id. Zur Frage der histiozytären Blutzellen. Fol. häm., I Teil, Archiv B. 18, 1914.
46. Krontovsky and Polev. Ueber das Auftreten von lipoiden Substanzen in den Gewebskulturen und bei der Autolyse der entsprechenden Gewebe. Zieglers Beiträge, B. 58, 1914.
47. Kull. Eine Modifikation der Altmann'schen Methode zum Färben der Chondriosomen. Anat. Anz., B. 45, 1913.
48. Lambert, R. A. The production of foreign body giant cells in vitro. Journ. of experim. Medicine, V. 15, 1912.
49. Id. Variations in the character of growth in tissue cultures. Anat. Record, V. 6, 1912.
50. Lambert und Hanes. Beobachtungen an Gewebskulturen in vitro. Virchows Archiv, B. 211, 1913.
51. Lewis, Marg. Reed and Lewis, Warren H. The cultivation of tissues from chick embryos in solutions of Na Cl, $Ca\,Cl_2$, K Cl and $Na\,H\,C0_3$. Anat. Record, V. 5, 1911.
52. Id. The cultivation of chick tissues in media of known chemical constitution. Anat. Record, V. 6, 1912.
53. Id. Membrane formations from tissues transplanted into artificial media. Anat. Record, V. 6, 1912.
54. Id. Mitochondria and other cytoplasmic structures in tissue cultures. Amer. Journ. of Anatomy, V. 17, 1915.
55. Maximov, A. Experimentelle Untersuchungen über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe. Zieglers Beiträge, Supplement 5, 1902.

56. Id. Ueber entzündliche Bindegewebsneubildung bei der weissen Ratte etc. Zieglers Beiträge, B. 35, 1903.
57. Id. Die Histiogenese der Entzündung. Verhandl. des 16. internationalen Mediz. Kongresses, Budapest, 1909.
58. Id. Ueber die Zellformen des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikrosk. Anat., B. 67, 1906.
59. Id. Der Lymphozyt als gemeinsame Stammzelle der verschiedenen Blutelemente etc. Fol. häm., B. 8, 1909.
60. Id. Ueber die Entwicklung der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo. Fol. hämat., B. 4, 1907.
61. Id. Untersuchungen über Blut- und Bindegewebe, I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo etc. Arch. f. mikr. Anat., B. 73, 1909.
62. Id. Untersuchungen über Blut- und Bindegewebe, III. Die embryonale Histogenese des Knochenmarks der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat., B. 76, 1910.
63. Id. Ueber zweckmässige Methoden für zytologische und histogenetische Untersuchungen etc. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, B. 26, 1909.
64. Oppel, A. Ueber die Kultur von Säugetiergeweben ausserhalb des Organismus. Anat. Anz., B. 40, 1912.
65. Id. Causal-morphologische Zellenstudien. IV. Mitt. Die Explantation von Säugetiergeweben etc. Arch. f. Entwicklungsmechanik, B. 34, 1912.
66. Sheremetsinskaya and Mironova. On the artificial cultivation of animal tissues outside the organism. The Russian Pysician, 1913.
67. Sundwall, J. Tissue proliferation in plasma medium. Bull. 81, Hyg. Lab., U. S. Publ. Health and Mar. Hosp. Serv. Washington, 1912. Ref. in Fol. hämat., II. Teil, Zentralorgan, B. 14, 1913.
68. Tshashin. Ueber die „ruhenden Wanderzellen" und ihre Beziehungen zu den anderen Zellformen etc. Fol. hämat., Archiv, B. 17, 1913.
69. Uhlenhut, Ed. Cultivation of the Skin-epithelium of the adult frog. Rana pipiens. Journ. of exper. Medicine, V. 20, 1914.
70. Walton, Albert J. On the survival and transplantability of adult mammalian tissue in simple plasma. Journ. of exper. Medicine. V. 19, 1914.
71. Weil, G. C. Spontaneous and artificial development of giant cells in vitro. Journ. of Pathol. and Bacteriology, V. 18, 1913.

Nouvelles données sur la structure de quelques appareils nerveux sensoriels,

Par le Professeur
A. S. Dogiel.

1re PARTIE.

Appareils nerveux de la muqueuse du bec et de la langue des oiseaux.

Pl. X—XIII, et 4 fig. dans le texte.

L'emploi de nouvelles méthodes d'investigation et leur application à la vérification des faits matériels acquis sur telle ou telle question scientifique ont ordinairement pour résultat, soit de confirmer les données existantes, soit d'introduire une série de faits nouveaux. On est à même, dans ce dernier cas, de développer et de compléter les conclusions et théories déjà établies sur le point en question, ou bien de les remplacer par d'autres, plus proches de la vérité. Les considérations qui précèdent s'appliquent parfaitement à la section de l'histologie qui m'intéresse, et qui a pour objet l'étude de la structure intime de divers genres d'appareils nerveux terminaux. L'introduction dans la technique microscopique, à la fin du siècle dernier et au commencement de celui-ci, des procédés de C. Golgi et de S. R. Cajal pour l'imprégnation des éléments nerveux au nitrate d'argent, l'emploi pour la coloration du système nerveux, surtout périphérique, du bleu de méthylène par Ehrlich, Arnstein et moi-même, l'application au même objet du procédé de dorure Ruffini modifié, et de la méthode Cajal en partie modifiée par Bielschowsky, marquent une révolution complète dans ce domaine de l'histologie. Grâce aux travaux de Golgi, S. R. Cajal, Ehrlich, Arnstein, moi-même, Smirnov, Bethe, G. Retzins, Ruffini, Ceccherelli, G. Sala, P. Sfameni, Botezat, W. Szymonowicz, F. Crevatin,

M. Lefébure, Fr. Tello, van de Velde, et beaucoup, beaucoup d'autres, la question des terminaisons nerveuses dans toute espèce de tissus et d'organes semble pouvoir être considérée actuellement comme presque complètement épuisée. J'ai pu toutefois, à l'aide des procédés décrits ci-dessous pour l'étude des terminaisons nerveuses, non seulement élucider dans une certaine mesure les points douteux concernant la structure de quelques-unes d'entre elles, mais encore réussir en même temps à ajouter aux observations existantes.

Méthode et Matériaux. Pour l'étude des terminaisons nerveuses, j'ai surtout employé, à part le bleu de méthylène, deux procédés: celui de Cajal modifié par moi, et la méthode proposée par Golgi pour la démonstration de l'appareil réticulaire dans diverses cellules.

Voici en quoi consiste le premier procédé. A 100 cmc. d'alcool à 90° ou absolu, on ajoute de 1 à 2 cmc. d'acide formique du commerce. Les préparations séjournent dans le mélange de 24 à 48 heures; puis, après les avoir lavées dans une solution de nitrate d'argent à 2 ou 2,5%, on les met, plongées dans des bocaux de cette même solution, dans une étuve à 36-36,5 C. Au bout de 5 à 6 jours, on retire du bain, on rince à l'eau distillée avec grand soin, puis, après réduction de l'argent, on durcit à l'alcool de plus en plus concentré, on inclut dans la celloïdine et on coupe au microtome. Il n'était fait usage de la paraffine que dans le cas où il fallait des séries de coupes successives. Les sections étaient souvent colorées au carmalun ou à l'hématoxyline. Dans ce procédé, on observe parfois, au bout de quelques heures de séjour dans le nitrate, un dépôt noir: il faut alors renouveler immédiatement la solution. Encore convient-il d'ajouter qu'en pareil cas, même en la changeant à temps, on n'a guère de chances d'obtenir une imprégnation des nerfs satisfaisante. Le mieux est de prévenir la formation du dépôt, et, pour cela, de changer régulièrement la solution au bout d'une ou deux heures de bain.

Ce procédé d'imprégnation à l'argent convient non seulement pour l'étude des terminaisons nerveuses périphériques, mais encore pour celle des ganglions spinaux et sympathiques. Sans doute, il ne conduit pas toujours au résultat cherché,

mais c'est malheureusement là un inconvénient auquel n'échappe aucun des procédés actuellement connus d'imprégnation aux sels d'argent ou d'or. Enfin il faut encore observer que le procédé est applicable également à l'étude de la structure de la gaîne de divers appareils nerveux incapsulés.

Quant au procédé de Golgi, sans m'arrêter ici à décrire en détail une pratique aussi familière à tout histologiste, je me bornerai à noter qu'une bonne imprégnation des nerfs demande un séjour de 1 à 3 heures au moins dans un mélange d'une solution à 1% d'acide arsénieux, d'une solution à 20% de formol et d'alcool à 95%, et un séjour de 5 à 7 jours dans une solution à $1^1/_2$% de nitrate d'argent. Il est préférable de mettre les préparations dans la celloïdine et de les y laisser le plus longtemps possible: une bonne imprégnation de celloïdine permet, en cas de nécessité, des coupes d'une extrême finesse. Mes coupes sont ordinairement colorées au carmalun ou à l'hématoxyline. J'ai encore cru remarquer que les résultats les meilleurs s'obtenaient avec des matériaux tout frais, prélevés sur des animaux récemment abattus, sur des doigts ou des extrémités humaines provenant d'amputations, ou sur des cadavres de datant pas de plus de 4 à 8 heures. Le procédé en question, dans certaines conditions, donne de magnifiques imprégnations démontrant avec une netteté parfaite la structure fibrillaire des terminaisons nerveuses. Bien plus, il permet, pour les terminaisons incapsulées, et d'étudier la structure de la gaîne, et d'établir le rapport des éléments nerveux avec les cellules. D'une manière générale, à mon sens, le procédé Golgi, convenablement appliqué, peut hardiment faire concurrence dans bon nombre de cas à la coloration au bleu de méthylène. Il aurait sans doute contre lui de ne pas faire partie des procédés dits d'élection, comme l'ancienne méthode Golgi, certaines modifications du procédé R. Cajal, la coloration au bleu de méthylène, etc.: mais, en toute rigueur, de ces procédés proprement électifs, il n'en existe pas; presque tous peuvent, le cas échéant, réserver à l'observateur la surprise, soit de ne pas colorer les nerfs, soit de colorer en même temps tel ou tel des tissus environnants.

Le procédé Golgi peut servir en outre à imprégner les cellules nerveuses, ainsi qu'à mettre en évidence, tant dans ces

mêmes cellules que dans les cellules de Merkel ou tactiles et dans le neuroépithélium, les appareils réticulaires et les chondriosomes. Il permet enfin de colorer parfaitement les cellules permanentes du tissu conjonctif, les fibroblastes.

Outre les procédés décrits ci-dessus, j'ai encore employé d'autres méthodes, en partie pour révéler certains détails de structure des terminaisons nerveuses, en partie pour étudier la structure intime des cellules de Merkel et de la gaîne des appareils nerveux incapsulés. La fixation des préparations a été fait surtout: dans un faible mélange de Flemming, à la teinture de formol d'Unna, dans les mélanges de Lenhossek, de Zenker, de Germann, etc. Les coupes étaient colorées par la méthode d'Unna légèrement modifiée par Novic, à l'hématoxyline ferrique en combinaison avec bordeaux, rubine ou fuchsine, par le procédé d'Ehrlich-Biondi, Mallory, Blochmann et autres. De tous ces procédés, les meilleurs pour mettre en évidence la structure fibrillaire des cellules de la massue centrale et de la capsule ainsi que des cellules de Merkel sont, selon moi, celui d'Unna, puis les fixations Flemming, Zenker ou Germann avec coloration ultérieure à l'hématoxyline ferrique. Les études des chondriosomes ont été faites par les méthodes: Golgi, Benda, Meves, Altmann, Fauré-Frémiet, Regaud, Champy et enfin par le procédé E. Sjövall modifié par Kolatchov, qui donne des résultats particulièrement satisfaisants et doit être préféré à tous les autres.

Il convient ici d'ajouter que la majorité des procédés qui viennent d'être décrits peuvent servir non seulement à révéler les chondriosomes, mais en même temps à étudier la structure fibrillaire de certaines cellules, comme celles, p. ex., des deux massues et celles de Merkel.

Les matériaux de mes observations ont été: la muqueuse du bec, du pharynx et en partie de la langue du canard domestique et sauvage (*Anas domestica* et *cabosus*) et de l'oie (*Anser domesticus*), la muqueuse du bec du goëland (*Lestris parasiticus*), du corbeau (*corvus cornix*) et du pigeon (*columba domestica*), la muqueuse et la langue d'embryons d'oie de trente jours, de canetons de 1 à 7 jours.

Répartition générale des nerfs dans la muqueuse du bec des oiseaux.

On sait depuis longtemps que, dans la muqueuse du bec, du pharynx et de la langue des oiseaux, et particulièrement des nageurs, canards, oies et autres, il y a en grande quantité des terminaisons nerveuses de deux sortes, découvertes, les unes par Herbst en 1848, les autres par Grandry en 1869, et décrites depuis lors sous le nom de corpuscules d'Herbst et de Grandry. Ces corpuscules, comme on le verra plus loin, ont été dans la suite à plusieurs reprises l'objet d'études détaillées, au cours desquelles il est ressorti principalement des observations de E. Botezat que le bec présente non seulement des terminaisons nerveuses incapsulées, mais encore toute sorte de non incapsulées (dans l'épithélium, la cutis, etc.).

L'examen de la muqueuse du bec sur des préparations colorées au bleu de méthylène ou par le procédé Golgi révèle facilement que la couche sous-cutanée de la muqueuse comporte des tiges nerveuses épaisses, qui, se subdivisant et s'anastomosant entre elles, forment dans cette couche un plexus basal à mailles larges. De ce plexus, tant dans la couche sous-cutanée qu'en particulier dans la couche réticulaire, partent plus ou moins obliquement de nombreuses ramifications de diverse épaisseur. Donnant naissance sur leur parcours à une multitude de rameaux latéraux, elles s'entremêlent et finissent par se disperser peu à peu en ramicelles plus minces, puis en fibres nerveuses séparées, divisées à l'infini. Toutes ces tiges nerveuses et leurs subdivisions sont composées de fibres de deux sortes, à myéline et sans myéline. Les premières sont presque toujours d'une épaisseur assez considérable, et se terminent, en partie dans la couche sous-cutanée, en plus grande partie dans la couche réticulaire et papillaire, par des appareils nerveux incapsulés et non incapsulés. Ce sont là des fibres sensitives. Quant à celles du second type, elles affectent la forme de fils de plus ou moins d'épaisseur, facilement imprégnables à l'argent et prenant une coloration intense au bleu de méthylène. Elles forment par endroits de petits renflements variqueux, dans lesquels on perçoit nettement des neurofibrilles d'une extrême finesse. Les fibres sans myéline se distinguent

surtout des autres en ce qu'elles sont recouvertes d'une seule neurillème, dont les noyaux des cellules sont nettement visibles sur les préparations faites au procédé Golgi, puis colorées à l'hématoxyline ou au carmalun. Ces fibres sont disposées dans les tiges et ramifications nerveuses, soit isolément, soit en faisceaux entre les fibres à myéline, nombre de ces faisceaux occupant dans les plus grosses tiges une position périphérique. Il y a des fibres sans myéline jusque dans les plus fines ramifications des tiges nerveuses; quelques-unes d'entre elles, particulièrement dans la couche réticulaire de la muqueuse, accompagnent en partie des fibres à myéline isolées et aboutissent à la surface des cellules tactiles (v. plus bas), ou restent pour l'autre partie à part, formant sous l'épithélium un réseau épais. En outre, certains de ces faisceaux de fibres quittent en divers endroits du tissu conjonctif de la muqueuse du bec et du pharynx les tiges et ramifications nerveuses pour rejoindre les vaisseaux sanguins et les glandes.

Sur la répartition des nerfs dans la muqueuse du bec, il convient encore d'ajouter qu'il se rencontre constamment sur le parcours des nerfs et de leurs ramifications, soit des cellules nerveuses sympathiques isolées, soit des ganglions sympathiques. La composition de ceux-ci comporte des cellules, parfois même en grand nombre, qui souvent s'imprègnent parfaitement à l'argent, et, dans ce cas, on peut apercevoir les expansions qui s'en détachent. D'ordinaire les dendrites, se ramifiant à l'infini, s'entrelacent mutuellement, sans sortir pour la plupart du ganglion donné, et encastrent les cellules sympathiques, tandis que les expansions nerveuses sortent du ganglion, et, sous forme de fibres sans myéline, peuvent être suivies dans les nerfs et leurs ramifications sur des longueurs considérables. Des cellules isolées et des ganglions se rencontrent surtout fréquemment dans la muqueuse du pharynx, disposés sur le passage des ramifications nerveuses formant réseau en-dessous et dans les intervalles des nombreuses glandes de cette région.

Tous les appareils nerveux terminaux, typiques pour la muqueuse du bec, de la langue et du pharynx chez les oiseaux (surtout nageurs) peuvent être divisés en deux groupes. Le premier est celui d'appareils dont les terminaisons ner-

veuses sont dans une capsule conjonctive fortement développée et d'une structure particulière. La caractéristique du second est que les terminaisons nerveuses y sont en relation étroite avec une sorte particulière de cellules, connues sous le nom de cellules tactiles ou corpuscules de Merkel.

A. Appareils nerveux avec capsule fortement développée.

Le groupe des appareils à capsule fortement accusée comporte: des corpuscules d'Herbst, *a*) typiques et *b*) modifiés, ainsi que *c*) des corpuscules d'Herbst-Grandry, formant la limite des appareils nerveux du premier et du second groupe. A leur tour, les corpuscules de première et de seconde espèce, d'après la manière dont viennent s'y terminer les nerfs, sonf simples ou composés, et, d'après le caractère de la capsule qui les enveloppe, tous les appareils doivent se diviser en corpuscules à une ou plusieurs (2—3) massues internes.

a) Corpuscules typiques d'Herbst

(fig. 5, 6, 7, 8, 9, 16, 17, 18, 19, 23, 24, 25, 29 et 30).

Ils sont ovales, comme des œufs, parfois presque sphériques, ou bien affectent la forme de cylindres assez fins à extrémités arrondies; dans ce dernier cas, ils sont plus ou moins recourbés et atteignent souvent une longueur considérable (chez le goëland, le corbeau). D'une manière générale, les corpuscules d'Herbst se distinguent par leurs dimensions considérables, mais il y en a également des échantillons relativement petits. Ils sont disposés dans la couche réticulaire de la muqueuse, le plus souvent de telle manière que leur diamètre longitudinal est parallèle à la surface de la muqueuse ou fait avec elle un angle très aigu, bien que j'aie parfois rencontré dans les papilles plus développées des corpuscules disposés verticalement. Quant à leur quantité, ces corpuscules, avec les corpuscules d'Herbst modifiés, tiennent le premier rang dans la muqueuse du bec du canard et de l'oie. Chez les autres oiseaux (goëland, corbeau, pigeon), au contraire, prédominent les corpuscules du second groupe, mais il faut dire qu'en général, chez eux les deux espèces de corpuscules sont en nombre peu considérable. Comme composition, chaque corpuscule comporte: 1) une capsule conjonctive ou massue externe et 2) une massue interne avec terminaison nerveuse.

1) Capsule conjonctive, dite aussi massue externe.

Structure des lamelles. De la structure intime de la capsule des corpuscules en question, je n'ai que très peu de chose à ajouter à ce qui a déjà été dit à ce sujet dans mon dernier article (10).

La massue externe est composée de toute une série de lamelles disposées concentriquement, qui peuvent, comme dans les corpuscules de Vater-Pacini, être divisées en deux systèmes, l'un extérieur, l'autre intérieur. Ces deux systèmes forment un tout, la massue externe, le passage de l'un à l'autre étant insensible.

Sur les coupes longitudinales et transversales des corpuscules, les lamelles sont formées de rangées de grains, disposées plus ou moins concentriquement autour de toute la massue interne, et séparé l'une de l'autre par des fentes ou intervalles étroits.

Dans la région plus périphérique de la massue externe, certaines de ces rangées sont disposées irrégulièrement, s'interrompant par endroits ou se soudant aux rangées voisines, leurs intervalles s'élargissant et les grains constitutifs devenant plus petits. Vers la massue interne, les rangées de grains sont beaucoup plus régulièrement concentriques, les grains eux-mêmes deviennent plus gros, les intervalles entre eux vont peu à peu se rétrécissant légèrement. Puis on aperçoit nettement sur ces mêmes coupes des corpuscules, particulièrement dans la région périphérique de la massue, des filaments très fins, se subdivisant à l'infini, se soudant entre eux et formant avec les rangées de grains bordant une fente donnée, ou plutôt avec ces grains mêmes, un réseau plus ou moins serré. Ces grains sont dans toutes les rangées très près les uns des autres, disposés parfois en petits amas de forme ovale ou anguleuse, et sont par places absolument contigus.

L'examen de coupes superficielles des corpuscules, c'est-à-dire de coupes affectant intégralement une partie de telle ou telle lamelle, ou bien celui de préparations plus épaisses, amènent à la conviction que les rangées de grains ne sont autre chose que des filaments coupés transversalement. Dans chaque lamelle, ils vont surtout obliquement et circulairement, et il

n'y en a que quelques-uns qui sur leur parcours quittent temporairement cette direction pour en prendre une autre plus ou moins verticale. Ces filaments s'entrecroisent et s'entrelacent pour former des boucles allongées parallèlement à la section tranversale du corpuscule, et émettent en même temps sous divers angles de nombreuses ramifications latérales reliant entre eux tous les filaments d'une même lamelle. De telle sorte, ces lamelles de la massue externe sont en réalité des réseaux de filaments circulairement et obliquement disposés, et étroitement liés entre eux.

Dans les lacis internes, plus voisins de la massue interne, les filaments sont en général plus épais que dans le système des lacis externes, ou constituent des faisceaux de filaments très fins, et les boucles qu'ils forment sont plus étroites. Dans le tissu le plus interne, entourant immédiatement la massue interne, les filaments ont l'apparence de spirales plus ou moins contractées ou dilatées, reliées entre elles par des filaments de direction transversale et oblique. Outre les filaments constituant les réseaux qui viennent d'être décrits, chacun des intervalles séparant deux lacis est traversé, comme on l'a vu plus haut, par un réseau de filaments très fins. Ces réseaux relient entre eux les divers lamelles et forment avec eux cette gaîne réticulaire, la massue externe, qui enveloppe toute la massue interne.

Pourtant les lamelles de la massue externe sont loin d'être toutes disposées régulièrement: quelques-unes, qu'elles fassent partie du système interne ou externe de lamelles, n'enveloppent qu'une certaine partie, plus ou moins grande, de la massue interne. Ou bien elles se joignent à un des lacis voisins, ou bien les filaments qui les composent, perdant peu à peu leur disposition caractéristique, se transforment en un réseau reliant les lamelles. Ce sont là les lamelles qui, sur les coupes longitudinales et transversales, présentent l'apparence de rangées de grains qui, comme il a été dit plus haut, se réunissent à l'une des rangées voisines, ou se perdent dans le réseau de filaments traversant les intervalles.

On observe parfois sur les préparations épaisses des sommets de corpuscules intégralement coupés, et alors, en examinant les lacis par en haut, on peut remarquer que,

dans la partie renflée en forme de dôme de chaque lacis, les filaments dont il est composé sont dirigés un peu autrement que dans ses autres parties. Ils s'incurvent en arc de cercle, s'entremêlent diversement, et d'ordinaire au sommet même du dôme forment une espèce de tourbillon.

En parlant de la construction des lamelles de la massue externe, il est nécessaire d'aborder la question de leur rapport avec la fibre nerveuse à myéline qui passe par la massue. Autant que j'ai pu remarquer, une gaîne de tissu conjonctif assez épaisse très riche en cellules, passe avec la fibre dans la massue et se transforme peu à peu en lamelles de la massue externe; en même temps elle devient de plus en plus fine, et finit par disparaître à l'endroit où le cylindre-axe pénètre dans la massue interne. La fibre nerveuse perd également sa gaîne de myéline, et son neurillème se perd dans la partie la plus périphérique de la massue interne.

Les corpuscules à plusieurs massues internes n'ont jamais qu'une massue externe, qui, par sa structure, ne diffère presque en rien de celle des corpuscules à une seule massue interne. La seule différence de structure consiste en ce que les lacis qui la composent ne sont, dans la plupart des cas, nettement prononcés que dans la région la plus périphérique de la massue; dans toutes les autres régions et jusqu'à la massue interne, les filaments vont dans diverses directions sans ordre défini, tantôt isolément, tantôt s'embranchant en faisceaux et s'anastomosant entre eux. Les faisceaux de filaments s'entrelacent souvent pour former des boucles de forme ovale ou anguleuse, mais ni ces faisceaux ni les filaments isolés ne constituent des lamelles. La même chose s'observe assez souvent dans la massue externe de certains corpuscules à une seule massue interne plus ou moins gros. Avec les corpuscules décrits ici, il s'en trouve néanmoins d'autres où les systèmes de lamelles reliées ensemble se révèlent assez nettement. Il est des cas où, dans un corpuscule à deux ou trois massues internes, chacune d'elles est entourée d'un système séparé de lacis internes et aussi de plusieurs lamelles externes très voisines de ce système, les autres lamelles externes étant communes à toutes les massues, c'est-à-dire entourant tout le corpuscule (fig. 22).

Tout ce qui vient d'être dit conduit à la conclusion que la massue externe n'est pas constituée par un entrelacs varié de filaments formant pelote, comme le suppose G. Sala (25), mais par une série de manchons, complets ou non, engagés en quelque sorte l'un dans l'autre et formés de filaments plus ou moins fins et même de faisceaux très fins de tels filaments. Les filaments des lamelles vont principalement suivant des directions circulaires et obliques, et sont en même temps reliés entre eux par les ramifications qu'ils émettent. Entre les lacis se trouvent des fentes étroites remplies d'un liquide séreux et traversées par un réseau de filaments qui à leur tour se détachent des filaments des mêmes lamelles et relient ceux-ci. Tous les systèmes de lamelles constituant la massue externe forment le prolongement de la gaîne de tissu conjonctif dont il a été question plus haut et qui accompagne la fibre à myéline lors de son entrée dans le corpuscule.

Quant à la nature des filaments des lamelles, j'estime, maintenant comme dans mon travail précédent, contrairement aux observations de G. Sala, que ces filaments n'appartiennent pas aux fibres élastiques. Tout d'abord ils deviennent pâles et moins nettement délimités sous l'action des lessives corrosives et des acides; puis ils ne se colorent pas par les couleurs spécifiques (orcéine par le procédé Merk et Stutzer, résorcine-fuchsine Weigert). Après traitement des préparations au procédé Golgi, les filaments des lamelles prennent le plus souvent une couleur gris acier, tandis que les fibres élastiques du tissu de la muqueuse restent incolores, et que les faisceaux de fibrilles de tissu conjonctif prennent la même couleur que les filaments des lamelles. Cette coloration gris acier est aussi celle que prennent les cellules fibroblastes de la muqueuse avec les ramifications qu'elles émettent et qui se subdivisent à l'infini. Dans certains cas, on observe sur les préparations traitées au même procédé un autre tableau: les fibres élastiques se colorent en noir et ressortent avec une extrême intensité, tandis que les filaments des lamelles ainsi que les faisceaux de fibrilles conjonctives et les fibroblastes ne s'imprègnent pas à l'argent ou bien ne prennent qu'une faible coloration gris acier. J'estime en résumé que les filaments des la-

melles, par leur constitution chimique, ont le plus d'affinité avec des filaments collagènes.

Cellules de la massue externe. Pour l'étude de ces cellules, on peut employer les divers procédés de fixation et de coloration décrits plus haut, en particulier celui de Golgi et de Unna. Les cellules en question se présentent sous la forme de plaques assez grandes, de forme anguleuse, souvent plus ou moins allongées (fig. 1, 2, 3 et 4). Elles émettent un certain nombre (de 3 à 10 et plus) de larges, et aussi de fines, ramifications, dirigées dans divers sens et se subdivisant peu à peu en rameaux plus fins, s'élargissant parfois, qui finissent par se partager en filaments fins. En outre, le corps de chaque cellule et ses ramifications sont parsemés de filaments en formes d'épines, nombreux et plus ou moins courts, qui, à leur tour, se divisent en filaments du même genre. Ces ramifications donnent aux cellules de la massue externe un aspect particulier. Quant à la structure du corps de la cellule, il est composé de fibrilles fines qui se divisent à l'infini et forment un réseau serré (fig. 1 et 2).

Les noyaux des cellules décrites sont disposées excentriquement et ont une forme ronde, allongée, ovale ou en croissant. Si on fixe des fragments de muqueuse du bec dans un mélange de Lenhossek, puis qu'on colore des coupes fines par le mélange d'Ehrlich-Biondi, il n'est pas difficile de constater que ces noyaux sont riches en grains de basichromatine autour desquels sont disposés en quantité relativement peu considérable des grains d'oxynucléine. Chaque noyau contient une, deux ou plusieurs assez grosses nucléoles, composées de deux parties: un petit grain basophile accolé à un corpuscule oxyphile un peu plus gros. Le premier, sur les préparations au procédé Golgi, s'imprègne fortement à l'argent et paraît noir, tandis que le second se colore, au carmalun et à l'hématoxyline, en rose ou violet tendres.

Sur les mêmes préparations, ressort aussi avec intensité dans le corps des cellules de la massue externe l'appareil réticulaire de Golgi (fig. 1, 3, 4, 12, etc). Il est disposé d'ordinaire à l'un des pôles ou sur le côté au voisinage d'un des pôles, ou bien, si le noyau a la forme en croissant, dans la dépression du noyau, et le plus souvent en contact avec lui.

L'appareil est généralement de forme sphérique, oblongue ou ovale, mais il n'est pas rare qu'il soit plus ou moins étiré en longueur du côté de l'un de ses pôles ou des deux. Comme dimension, l'appareil réticulaire est environ la moitié ou le tiers du noyau de la cellule donnée, et il est formé lui-même de filaments assez fins, recourbés en boucle, se ramifiant et s'anastomosant.

Outre l'appareil réticulaire, on observe aussi dans les cellules de la massue externe des chondriosomes, surtout après traitement des préparations au procédé de Sjövall modifié par Kolatchov.

Les chondriosomes ont la forme de chondriocontes ou de chondriomithes, épars tant dans le corps que dans les expansions des cellules en question (fig. 3), et souvent, à l'endroit d'une cellule où se trouve d'ordinaire l'appareil réticulaire, il est facile d'observer un amas bien plus considérable de chondriosomes. Dans certains cas, dans telle ou telle cellule, on voit s'imprégner non seulement les chondriosomes, mais aussi l'appareil réticulaire, et alors on peut constater nettement que ses filaments sont composés de chondriosomes.

D'ordinaire, aussi bien le corps des cellules décrites que leurs expansions sont engagés dans les lacis de la massue externe, et sont plus ou moins recourbés, en conséquence de l'incurvation des lamelles mêmes. Pourtant toutes les expansions de chaque cellule ne se limitent pas, elles et leurs ramifications, à leur lamelle. Quelques-unes des expansions passent par les fentes qui séparent la lamelle donnée de ses voisines, pénètrent dans celles-ci, atteignent ainsi de suite d'autres lamelles parfois à grande distance de la lamelle originelle. Sur les coupes transversales et longitudinales des corpuscules, les cellules ont la forme de fuseaux, mais avec une disposition moins régulièrement concentrique que dans les corpuscules de Vater-Pacini, parce qu'ici on n'observe pas dans la disposition de beaucoup de lamelles la même régularité. Autant que j'ai pu le remarquer, les cellules sont le plus abondantes dans les lacis périphériques de la massue, puis, en allant vers la massue interne, leur nombre diminue sensiblement. Pourtant, dans quelques corpuscules, vers la région de la base et du sommet, la quantité est beaucoup

plus grande que dans les régions latérales de la massue. Enfin, ajoutons encore que les cellules appartenant à la lamelle la plus externe se distinguent de toutes les autres cellules de la massue externe par leur forme. Elles ont l'aspect de plaques polygonales et irrégulières, et leurs limites, après traitement des préparations au procédé de Golgi ou de Cajal, ressortent nettement en lignes noires. De telle manière, à l'endroit indiqué de la gaîne des corpuscules, les cellules fibroblastes ont le caractère de cellules endothéliales. Il y a également une très grande quantité de cellules dans la gaîne entourant la grosse fibre nerveuse à myéline à son entrée dans la base du corpuscule.

Dans quelle relation sont les cellules de la massue externe avec les réseaux de filaments qui la constituent, c'est là une question assez difficile à résoudre. Dans les cas où les filaments des lamelles de la massue externe ont une coloration moins intense que les cellules, on peut constater que les expansions des cellules émettent sur tout leur parcours des ramifications, tant dans les lamelles que dans les intervalles qui les séparent, et, dans les uns et dans les autres, se divisent peu à peu en multiples filaments. Dans mes tentatives de découvrir l'aboutissement final de ces filaments, ainsi que des nombreux filaments en formes d'épines provenant du corps de la cellule et de ses expansions, j'ai pu voir souvent qu'ils s'unissent à des ramifications analogues d'expansions et de filaments d'autres cellules pour former un réseau que rien ne permet de distinguer de celui des lamelles de la massue externe.

Presque constamment, en même temps qu'aux cellules de la massue externe, on voit prendre sur les préparations une coloration intense aux fibroblastes du tissu conjonctif de la muqueuse du bec avec toutes leurs expansions, tandis que les faisceaux de fibrilles conjonctives prennent une coloration plus faible ou complètement nulle, ce qui permet d'établir facilement leur rapport avec les cellules. Dans tous les cas semblables, on voit les expansions des cellules se diviser en nombreux filaments fins qui s'entrelacent diversement et en même temps se réunissent entre eux, formant un réseau très épais qui enveloppe les faisceaux de fibrilles conjonctives. Ces

mêmes cellules non seulement sont accolées à la surface des faisceaux, mais encore aux parois des capillaires, et aussi des menues artères ou veines, et les enveloppent de leurs expansions.

Tout ce qui vient d'être dit sur la structure des lamelles et des cellules de la massue permet d'admettre que les filaments des lacis sont, comme dans le tissu réticulaire, à l'intérieur et non à l'extérieur des cellules et de leurs expansions, et en tout cas ne sont pas des fibres élastiques. En outre, ces mêmes observations confirment mes précédentes recherches (7) sur la nature des cellules étoilées et leurs relations avec les vaisseaux sanguins dans l'intestin de l'homme et des mammifères. Ajoutons encore, sur les cellules de la massue externe, qu'on voit adossée presque à la surface externe même de la massue interne, sur toute son étendue, de la base au sommet, une rangée de noyaux. Dans la majorité des cas, ils ont la forme d'ovales, plus ou moins fortement allongés, parfois légèrement recourbés en fer à cheval, la dépression étant tournée tantôt en dehors, tantôt vers la massue interne (fig. 6, 7, 8, 9, 10, etc.). D'ordinaire, ces noyaux sont à une certaine distance l'un de l'autre sur une rangée, et des deux côtés de la massue interne. De chaque côté de celle-ci, on peut compter, selon ses propres dimensions, de 3 ou 4 à 8 ou 15 noyaux semblables, dont un ou deux sont adossés à l'extrémité arrondie de la massue. Les noyaux en question sont très souvent disposés avec une certaine régularité et adhèrent à la surface de la massue interne, aux endroits dépourvus de noyaux de cellules de la massue elle-même, c'est-à-dire alternent avec ceux-ci, mais en dehors de la massue (fig. 6, 7, 11, 12, etc.). Cette disposition des noyaux en question ressort avec une netteté particulière sur les coupes transversales des corpuscules, et aussi dans les cas où un corpuscule ne tourne vers l'observateur qu'une rangée de noyaux de cellules de la massue interne.

Les cellules contenant les noyaux étudiés ici se colorent parfois au procédé Golgi, et on peut alors remarquer qu'elles ne diffèrent en rien de celles de la massue interne. Les corps de ces cellules sont adossés à la surface de la massue interne, et appartiennent à la lamelle la plus interne de la massue externe; leurs expansions se ramifient et se soudent entre

elles à l'infini. Quelques-unes des ramifications de ces expansions semblent bien pénétrer dans la massue interne.

2) *Massue interne avec terminaison nerveuse.*

La structure de la massue interne des corpuscules d'Herbst, et principalement la manière dont s'y terminent les nerfs ont été déjà l'objet des recherches de Key et Retzius (17), V. Krause (18 et 19), Ranvier (23), moi-même (6), L. Szymonowicz (27) et autres, et, dernièrement, de Botezat (1, 2, 3 et 4) et E. van de Velde (29).

Botezat décrit dans la langue et le palais des oiseaux (pigeon, moineau) des „corpuscules-massues" („Kolbenkörperchen"), qu'il identifie, sans raisons suffisantes, aux corpuscules de Vater-Pacini. Ces corpuscules, d'après ses observations, sont simples et composés, et, sur une préparation colorée au bleu de méthylène, ou encore traitée au procédé Cajal, il est facile de remarquer que, dans les corpuscules simples, le cylindre-axe est composé de nombreuses neurofibrilles formant un réseau engagé dans une substance interfibrillaire. Des bords du cylindre-axe partent de nombreuses dentelures, qui, en réalité, ne sont autre chose que des prolongements latéraux du réseau de fibrilles du cylindre-axe. Ces faisceaux résillaires de neurofibrilles finissent, celles-ci se divisant peu à peu, par former des plaques tactiles adossées aux cellules de la massue. De cette manière, d'après les observations de Botezat, les dentelures partant du cylindre-axe ne sont que des ramifications latérales incomplètement colorées de ces plaques.

Quant aux corpuscules composés, ils ont souvent une massue interne ramifiée dans laquelle se trouve le cylindre-axe. Celui-ci, composé d'un réseau de fibrilles, se divise, en même temps que la massue, en un nombre conforme de ramifications de même structure, qui s'incurvent, émettent des ramifications latérales souvent incurvées également, et se terminent en plaques à la surface des cellules de la massue interne.

Van de Velde, employant pour l'étude des corpuscules d'Herbst le procédé Bielschowski, n'a pu remarquer de structure quelconque de la massue interne, dans les

cellules de laquelle il ne ressort nettement autre chose que le noyau avec les nucléoles. Le cylindre-axe placé dans la massue interne est composé de neurofibrilles, mais qui ne forment pas un réseau, comme l'admet Botezat. Quant au manteau plasmatique ou périfibrillaire, son extrémité s'élargit en poire, et on peut y distinguer nettement un réseau à mailles larges faiblement coloré enveloppant le renflement terminal du cylindre-axe, mais sans connexité avec les neurofibrilles du renflement.

Sur la structure du manteau plasmatique même, voici ce que dit van de Velde:

„Je crois avoir maintenant obtenu par la méthode Bielschowski les indications suivantes sur la structure. On observe dans le manteau périfibrillaire des stries longitudinales qui viennent se perdre perpendiculairement au cylindre-axe et se divisent pour la plupart, à la limite de la substance périfibrillaire et du manteau plasmatique interne, en deux lignes qui, s'incurvant des deux côtés, passent de deux côtés différents dans la ligne de la limite de la substance périfibrillaire" (p. 243).

Une pareille structure ne ressort nettement que quand le cylindre-axe est fortement imprégné d'argent. Une imprégnation normale des préparations montre le passage du réseau nerveux du renflement terminal du cylindre-axe au réseau de renflement piriforme du manteau plasmatique. Avec une imprégnation un peu plus forte, le réseau du manteau paraît plus sombre, et le renflement du cylindre-axe émet des expansions en forme d'épines. Van de Velde se demande encore s'il y a quelques raisons de reconnaître dans la striation du manteau et dans le réseau de sa dilatation piriforme des formations nerveuses. A cette question il donne une réponse négative en se fondant sur les données suivantes. Les striations et le réseau en question se colorent, par le procédé de Bielschowsky, plus faiblement que la partie nerveuse du corpuscule, et de plus il est peu probable que le cylindre-axe émette des ramifications latérales perpendiculairement à sa propre direction. Enfin, les filaments de la dilatation piriforme du manteau sont trop épais pour des neurofibrilles et ont des contours fort indistincts.

Ainsi donc, van de Velde, contrairement à mes observations antérieures fondées sur les préparations traitées au bleu

de méthylène et au procédé de Cajal modifié par moi, n'admet pas que toute la dilatation piriforme du manteau soit occupée par une dilatation terminale du cylindre-axe, et juge également douteux que celui-ci émette des ramifications latérales.

L'application des procédés de recherche cités m'a permis d'élucider certains détails relatifs à la structure de la massue interne. Comme on le sait, elle occupe la partie axiale de chaque corpuscule (sauf ceux à plusieurs massues), et a d'ordinaire une forme cylindrique, la base étant un peu plus allongée et le sommet arrondi ou renflé en poire. La longueur et le diamètre transversal de la massue dépendent des dimensions du corpuscule même et de la quantité de massues internes qu'il comporte. Dans les gros corpuscules, la massue est plus longue et plus épaisse que dans les petits, et, dans les corpuscules à plusieurs massues, la longueur et l'épaisseur de celles-ci dans un même corpuscule peuvent être différentes

La massue a une direction presque rectiligne ou s'incurve légèrement, sa partie terminale, surtout dans les gros corpuscules à longue massue, étant souvent plus ou moins recourbée dans un sens ou dans l'autre (fig. 13).

Dans le cas de plusieurs massues, celles-ci sont disposées de telle manière que la massue interne se divise presque à sa base, sous un angle plus ou moins aigu, en deux ou trois autres, presque toujours de longueur différente, bien qu'il se rencontre fréquemment des corpuscules à deux massues de longueur presque égale (fig. 17, 19). Dans des cas très rares, on observe de très grands corpuscules à deux massues indépendantes, qui sont l'une contre l'autre, l'une d'elles, courte, ayant une forme ovale, l'autre, longue, une forme cylindrique (fig. 22). Mais d'ordinaire, les massues sont droites, sans incurvation, ou l'extrémité de l'une ou de l'autre est légèrement recourbée, ou bien l'une atteint une longueur si considérable, qu'elle fait plusieurs replis en forme de boucles, tandis que l'autre ou les deux autres ne sont que légèrement recourbées (fig. 18 et 19). Enfin on rencontre assez souvent des corpuscules où d'une massue principale partent, en un point quelconque, une, rarement deux courtes ramifications, comme massues latérales (fig. 20 et 21).

Terminaison nerveuse. A un des pôles de chaque corpuscule aboutissent habituellement une, rarement deux, fibres nerveuses

à myéline, d'épaisseur différente. Ce pôle du corpuscule, et de sa massue interne, je les appellerai leur base. Entrée dans le corpuscule, la fibre nerveuse, comme on l'a vu plus haut, commence par perdre peu à peu, en approchant de la massue interne, sa gaîne riche en cellules de tissu conjonctif, qui disparaît complètement à la base même de la massue interne. En même temps cessent la neurillème et la myéline de la fibre, la première se prolongeant à la surface extérieure de la massue, tandis que ses cellules, au nombre d'une ou deux, s'aperçoivent encore au point d'entrée du cylindre-axe dans la massue.

La distance qu'a à franchir la fibre nerveuse de la base de la massue externe à celle de la massue interne est variable et dépend des dimensions du corpuscule et de la longueur de sa massue interne. Ainsi donc, dans la massue interne il ne pénètre que le cylindre-axe de la fibre nerveuse, mais à nu, et il suit la partie axiale de la massue; tout son parcours est presque droit, ou légèrement incurvé, ou bien, si la massue elle-même est recourbée en boucle, le cylindre-axe épouse naturellement ses sinuosités, mais sans quitter sa partie axiale.

1) Corpuscules simples d'Herbst (fig. 5, 6, 7, 8, 9 et 25).

Dans les corpuscules en question, le cylindre-axe se dirige, plus ou moins sinueusement, selon l'axe de la massue interne, et en atteint le sommet. Il est d'une épaisseur qui varie selon les corpuscules, et, semble-t-il, sans dépendre essentiellement de leurs dimensions. Dans certains corpuscules, le cylindre-axe a la forme d'un filament fin, par endroits légèrement renflé en fuseau, et alors ce n'est qu'à l'aide de puissants objectifs (Apochr. 2 mm. Zeiss) qu'on peut constater qu'il est composé de plusieurs neurofibrilles très fines (fig. 5), qui, aux points de renflement du cylindre-axe, se divisent pour former un réseau très serré. Dans d'autres corpuscules, au contraire, le cylindre-axe atteint une épaisseur assez considérable, et alors on distingue nettement un réseau de neurofibrilles, souvent plus clairsemé à la périphérie du cylindre-axe que dans sa partie centrale. Au sommet de la massue interne, ces neurofibrilles se divisent en nombreuses fibrilles, qui s'entrelacent et se subdivisent en se soudant, et forment une petite dila-

tation terminale en forme de poire ou d'ovale (fig. 5, 6, 7, 8, 9 et 25).

La structure réticulaire, tant du cylindre-axe que de la dilatation terminale, ressort avec une netteté particulière sur les préparations traitées au procédé Golgi, la base et la partie moyenne de la dilatation étant presque toujours plus fortement imprégnée que le reste de la région périphérique. Ceci tient, d'après mes observations, à ce que, dans les parties indiquées de la dilatation, les neurofibrilles sont un peu plus épaisses et plus serrées l'une contre l'autre, tandis que, dans la partie périphérique de la dilatation, elles se divisent peu à peu et se dispersent dans diverses directions de la base au sommet, et en même temps s'amincissent pour former un réseau plus lâche. Entre les neurofibrilles, tant dans le cylindre-axe que dans sa dilatation terminale, il y a une petite quantité de neuroplasme. Celle-ci, aux points les plus fortement imprégnés des préparations, prend une coloration gris acier ou cannelle assez intense, tandis que les neurofibrilles, même dans les cas semblables, s'imprègnent beaucoup plus fortement que la neuroplasme, et ressortent pour cette raison avec une netteté suffisante. Avec une imprégnation convenable, modérée, les neurofibrilles prennent une couleur noire, tandis que la neuroplasme ne se colore pas, de sorte que les premières se détachent sur fond clair avec une netteté remarquable. Enfin, sur les préparations insuffisamment imprégnées, la coloration n'est prise le plus souvent que par le cylindre-axe et une plus ou moins grande partie de la dilatation: les autres parties restent claires ou paraissent parsemées de grains noirs. D'ordinaire la surface d'une semblable dilatation restée non colorée présente un aspect raboteux, inégal, et on obtient l'apparence des figures 3 — 4 (planche XXII annexée au travail de van de Velde) (29). La massue interne, au point où elle est occupée par la dilatation terminale du cylindre-axe, ne forme pas de dôme au-dessus d'elle, mais l'enveloppe simplement, de même que le cylindre-axe lui-même, d'une couche mince. Le dôme de van de Velde n'est autre chose qu'une partie non suffisamment imprégnée ou non imprégnée de la dilatation terminale du cylindre-axe.

Quant aux ramifications latérales décrites dans un de mes anciens travaux (6) comme partant du cylindre-axe et abou-

tissant, comme je le supposais et comme l'a confirmé plus tard Botezat, entre les cellules de la massue interne, je n'ai pu, sur les préparations traitées au procédé de Golgi et à celui de Cajal modifié par moi, les apercevoir du tout, malgré la parfaite imprégnation du cylindre-axe et de son renflement piriforme. Ces ramifications peuvent dans certains cas, comme on le verra plus bas, simuler des éléments de massue interne, surtout sur les préparations traitées au bleu de méthylène.

Ainsi donc, dans la dilatation terminale du cylindre-axe, il convient de distinguer deux parties: une moyenne, constituée par un réseau épais de neurofibrilles, et une périphérique enveloppant la première, et où le réseau en question est relâché; ce réseau, dans les corpuscules simples et composés à gros cylindres-axes, est relié à un réseau identique enveloppant le cylindre-axe. Souvent, vers le sommet de la dilatation, la couche périphérique s'épaissit. La structure de dilatation terminale qui vient d'être décrite ressort avec une parfaite netteté tant sur les coupes longitudinales (fig. 6, 9, 11 et 12), qu'en particulier sur les transversales (fig. 8).

2) Corpuscules composés d'Herbst (fig. 10, 11, 12, 13).

Les corpuscules simples d'Herbst sont loin d'être aussi intéressants que les corpuscules composés, qui n'ont été jusqu'ici notés par personne. Il y en a de gros et de petits, dans lesquels aboutissent de gros et de petits cylindres-axes. Leur grande différence avec les corpuscules simples est la suivante. Le cylindre-axe, une fois entré dans la massue interne de ces corpuscules, se partage, soit immédiatement, soit au bout d'une certaine distance, à angle aigu, en deux rameaux continuant ensuite parallèlement dans la massue interne (fig. 10, 11, 12 et 13). L'épaisseur de ces rameaux varie et dépend de celle du cylindre-axe en question. Dans les gros corpuscules, ces rameaux atteignent parfois une épaisseur considérable; dans les petits, au contraire, ils sont assez fins. L'un des deux peut être plus gros que l'autre, mais ils sont généralement de même diamètre.

La distance des deux rameaux, comme le montrent les fig. 10, 11, 12, 13, 20, 21, et 22, tantôt est relativement très grande, et alors chacun d'eux ressort avec une extrême netteté,

tantôt, au contraire, le cylindre-axe se partage sous un angle si aigu, que les deux rameaux ne sont séparés que par une fente parfois à peine perceptible, et qui ne peut être distinctement visible qu'à l'aide de puissants objectifs, l'impression étant, à première vue, celle d'un épais cylindre-axe unique, non divisé. Mais si, sur des préparations fortement imprégnées, une telle fente étroite entre les deux rameaux, comme il arrive souvent, noircit à l'argent, il n'y a que l'examen le plus minutieux à l'aide d'objectifs puissants qui permette, et encore pas dans tous les cas, de distinguer les deux rameaux l'un de l'autre. La même chose aura lieu quand tous deux se présenteront à l'observateur non de champ, mais de profil, c'est-à-dire comme l'un sur l'autre.

L'étude de la structure intime du cylindre-axe et des rameaux dans lesquels il se partage permet facilement de reconnaître qu'ils sont composés de neurofibrilles et de neuroplasme. Dans le cylindre-axe, les neurofibrilles vont, légèrement ondulées, plus ou moins parallèlement, se divisant et se soudant entre elles sur leur parcours, puis pénètrent dans les rameaux décrits plus haut. Elles s'y divisent alors peu à peu en une infinité de fibrilles d'une extrême finesse, qui, s'anastomosant, forment sur toute la longueur de chaque rameau un réseau très épais (fig. 11, 12, 13, 20 et 21). Les mailles de ce réseau sont d'une forme anguleuse irrégulière et plus ou moins allongée.

La structure réticulaire des rameaux, surtout des plus épais, ressort d'ordinaire avec une telle netteté, qu'eût-on même contre elle les plus fortes préventions, on ne saurait, selon moi, révoquer en doute sa réalité.

Ainsi donc, comme on le voit, ces observations confirment entièrement les investigations citées plus haut de Botezat, relatives à la structure du cylindre-axe aboutissant à ses „corpuscules-massues". Comparant l'épaisseur du cylindre-axe dans les corpuscules décrits à celle des rameaux formés par sa subdivision, on verra que chacun d'eux a presque le même diamètre que le cylindre-axe lui-même; bien plus, dans quelques corpuscules, ils sont même plus épais que lui. Si on pouvait réussir à souder en un seul les deux rameaux, on obtiendrait un tronc au moins deux fois plus gros que le cy-

lindre-axe. C'est là une preuve incontestable que la quantité de neurofibrilles dans chaque rameau augmente par le fait de leur division.

Quant à la structure intime des ramifications du cylindre-axe dans la massue interne, il faut encore ajouter à ce qui précède que dans certains cas, dans la région axiale des rameaux, surtout des gros, les neurofibrilles sont plus serrées l'une contre l'autre que dans la périphérie, où elles sont, au contraire, plus clairsemées. Par suite de cette disposition inégale des neurofibrilles, la région axiale des rameaux apparaît plus sombre, plus noire, que la périphérie, qui laisse plus nettement entrevoir la structure réticulaire. On a ainsi l'impression que ces rameaux sont constitués d'une région axiale à réseau épais et serré, encastrée sur toute la longueur du rameau d'un réseau de neurofibrilles plus lâche et plus clairsemé (fig. 11).

Il n'est pas rare que les mailles de ce réseau de neurofibrilles, sur le parcours de l'un ou l'autre rameau, soient, par endroits seulement, plus fortement étendues, d'où il résulte, à ces endroits, des dilatations de forme fuselée ou anguleuse (fig. 11).

D'ordinaire, à une certaine distance du sommet de la massue interne, chacun des rameaux décrits s'épaissit légèrement, après quoi tous deux, se rapprochant rapidement, se soudent. En même temps, les neurofibrilles dont ils sont composés s'entremêlent et se dispersent peu à peu plus ou moins également dans diverses directions. Sur leur parcours, les neurofibrilles s'incurvent, se divisent à l'infini et en même temps se soudent entre elles, formant ainsi un réseau épais. Toute cette masse de neurofibrilles reliées par de la neuroplasme forme une grosse dilatation de forme allongée, ovale ou sphérique, à laquelle aboutissent les deux rameaux provenant du cylindre-axe (fig. 11, 12, 13). Souvent cette dilatation a la forme d'un court cylindre à base légèrement incurvée et à sommet convexe (fig. 12).

Dans la plupart des cas, la partie moyenne de la base de la dilatation terminale présente un aspect plus sombre que sa couche périphérique plus ou moins épaisse, dans laquelle ressortent beaucoup plus vivement et les neurofibrilles et le réseau qu'elles forment (fig. 11, 12 et 13). Ce fait, déjà partiel-

lement mentionné lors de la description des corpuscules simples, tient à ce que, dans la première se rencontrent et s'entrelacent les neurofibrilles des deux rameaux, puis à ce qu'elles-mêmes sont ici plus épaisses, plus serrées et que leur réseau est plus dru, tandis que, dans la partie périphérique de la dilatation, on n'a affaire qu'à un réseau de neurofibrilles assez lâche. Sur les préparations insuffisamment imprégnées à l'argent, la partie interne de la dilatation terminale se colore seule, la zône périphérique restant sans coloration et présentant l'aspect d'un dôme clair, parfois granuleux ou à structure réticulaire à peine perceptible.

Outre les corpuscules composés décrits, il est des cas peu fréquents où l'on rencontre encore des corpuscules se distinguant des premiers en ce que dans la massue interne pénètrent deux cylindres-axes, l'un épais et l'autre mince. Le premier appartient aux grosses fibres nerveuses à myéline et se termine dans la massue par une grosse dilatation de forme ovale. Le second peut être suivi, en même temps que le premier, sur une assez grande distance de la massue, mais ensuite il disparaît pour l'observateur, de sorte qu'on ne saurait dire sûrement s'il n'est qu'une ramification du gros cylindre-axe ou s'il appartient à d'autres fibres. Le cylindre-axe mince va parallèlement au gros et se termine au même endroit que lui par un renflement ovale de moindre grosseur, placé près de la dilatation ci-dessus, mais en restant bien distinct. Du gros cylindre-axe part quelquefois encore sous un angle aigu un rameau fin parsemé de renflements variqueux, dirigé parallèlement au cylindre-axe mince et terminé vers la région moyenne de la massue par une petite dilatation (fig. 14). Enfin on rencontre aussi, mais moins fréquemment, des corpuscules à une seule massue interne où pénètre un gros cylindre-axe bifurqué peu après en deux grosses branches, terminées dans l'extrémité élargie de la massue par deux fortes dilatations. Il arrive que l'une ou l'autre de ces deux branches en émet elle-même une troisième: une des trois, la plus longue, se termine par un renflement dans le sommet de la massue interne, et les autres à des distances diverses du sommet (fig. 15).

Ces corpuscules ne sont-ils qu'une variante des corpuscules composés d'Herbst, ou en forment-ils une variété, c'est

ce qu'il est difficile de décider, car ils ne se présentent que très rarement, et seulement dans la muqueuse du bec de l'oie.

Simples ou composés, les corpuscules décrits plus haut offrent parfois des spécimens dans lesquels la massue interne se sépare à sa base, à angle plus ou moins aigu, en deux ou trois massues de longueur égale, ou, le plus souvent, différente. Toutes les massues semblent ainsi avoir une base commune. Dans les corpuscules simples à plusieurs massues, le cylindre-axe devient dans cette base commune plus gros, puis bifurque en deux ou trois rameaux d'inégale épaisseur, dont chacun pénètre dans une des massues (fig. 17). Quelquefois le cylindre-axe commence par se diviser en deux rameaux, un mince et un gros, dont le premier pénètre dans la massue correspondante, et le second, au bout d'un certain parcours peu considérable, se bifurque à son tour en deux rameaux pénétrant également dans leurs massues (fig. 18 et 19). D'ordinaire, la longueur et l'épaisseur de ces rameaux dépendent de la longueur et de la largeur de chacune des massues, les corpuscules à massues nouées en boucle recevant des rameaux également bouclés (fig. 18). Au sommet de la massue, chaque rameau se termine par une dilatation de telle ou telle forme et de dimension variable, suivant l'épaisseur du rameau même.

Dans certains cas, de la massue principale partent une ou deux massues latérales supplémentaires, d'ordinaire courtes, en forme de bourgeons. En pareil cas, le cylindre-axe émet vers ces formations de courtes ramifications latérales, qui s'y terminent comme toujours.

Il est enfin des cas où dans un corpuscule simple à deux massues pénètrent deux cylindres-axes appartenant à des fibres différentes; chacun d'eux aboutit à une massue différente (fig. 16).

Quant aux corpuscules composés à plusieurs massues, ils se rencontrent plus rarement que les corpuscules simples, mais leurs relations avec les massues du cylindre-axe sont les mêmes, chaque branche du cylindre-axe, à son entrée dans sa massue, se scindant à angle aigu en deux rameaux indépendants terminés chacun par une dilatation. Quelquefois, dans un corpuscule à deux massues, l'une reçoit un rameau détaché du cylindre-axe à une dilatation terminale commune, et l'autre une simple ramification. Dans les énormes corpuscules

dans lesquels, comme on l'a vu plus haut, il y a deux massues indépendantes, placées vis-à-vis, la fibre nerveuse à myéline aboutit, non à un des pôles du corpuscule, mais quelque part de côté, souvent presque au milieu. Elle passe ensuite par la massue externe, perd sa capsule de myéline, et le cylindre-axe de la fibre se divise à angle droit en deux rameaux, dont l'un se termine comme dans les corpuscules simples, l'autre comme dans les corpuscules composés (fig. 22).

On rencontre encore des corpuscules composés dans lesquels l'extrémité de la massue interne se bifurque en deux massues secondaires, une courte et une un peu plus longue. Le cylindre-axe, entré dans la massue, se partage en deux rameaux qui, arrivés au point de division de celle-ci, se réunissent en une branche grosse et courte placée dans la massue correspondante et terminée par une grosse dilatation (fig. 20). De la base de cette grosse branche se détachent à leur tour deux minces rameaux, qui entrent dans la seconde massue, y circulent indépendamment l'un de l'autre et finissent ensuite par une dilatation commune. De plus, à la formation d'un de ces minces rameaux concourt encore un fil fin détaché d'un des deux rameaux avant leur réunion. On obtient ainsi un corpuscule composé à deux massues assez particulier (fig. 20). Enfin on rencontre fréquemment aussi un corpuscule composé de la massue interne duquel se détache à un endroit quelconque une courte massue latérale. Le cylindre-axe, entré dans la massue d'un semblable corpuscule, prend une épaisseur considérable, et ne tarde pas à se partager en deux rameaux qui se terminent à la manière ordinaire et de l'un desquels se détache habituellement une simple et courte ramification, terminée dans la massue latérale par une dilatation de forme quelconque (fig. 21). Telles sont les données relatives aux terminaisons nerveuses dans la massue interne des corpuscules typiques d'Herbst.

Dans mon étude des ganglions spinaux de l'homme et des mammifères (10), j'ai déjà appelé l'attention sur l'existence d'un type particulier de cellules sensorielles dont la caractéristique est d'avoir un cylindre-axe qui se divise, soit au voisinage, soit à plus ou moins grande distance du point d'insertion, en un certain nombre de rameaux qui souvent se re-

divisent et s'anastomosent entre eux. Ces rameaux se rapprochent ensuite et se ressoudent en une seule fibre. Il n'est pas rare qu'une telle division du cylindre-axe en rameaux qui se ressoudent ensuite se répète plusieurs fois. J'ai pu faire la même observation sur certaines fibres sensorielles non loin de leur terminaison périphérique.

L'étude qui vient d'être faite des corpuscules composés d'Herbst montre que cette même terminaison périphérique du cylindre-axe des fibres nerveuses sensorielles peut se partager en rameaux distincts, qui s'unissent ensuite en une dilatation terminale unique. La division du cylindre-axe en rameaux à proximité ou à distance de la cellule donnée ou encore à son extrémité la plus périphérique, entraîne chaque fois une augmentation de neurofibrilles à cet endroit, ce qui doit, sans nul doute, avoir une certaine importance fonctionnelle, non encore élucidée.

Quelques détails sur la structure de la substance de la massue interne. La question de la structure intime de la substance de la massue interne renfermant la terminaison du cylindre-axe était actuellement loin d'être élucidée, ou plutôt ne l'était pas du tout. Van de Velde, comme on l'a vu plus haut, indique seulement, que moyennant une forte imprégnation à l'argent, on voit ressortir nettement un réseau dans le dôme de la massue interne et une striation transversale dans le manteau périfibrillaire. Autant que j'ai pu juger, mes observations permettent de faire avancer quelque peu la question.

Si on prépare des coupes de muqueuse de canard adulte, ou mieux de caneton de 1 à 4 jours, après fixation des préparations au mélange de Flemming ou au mélange d'alcool et formol, et qu'on colore à l'hématoxyline ferrique, il est facile de remarquer sur les coupes ainsi préparées que la massue interne a une structure réticulaire nettement accusée.

D'ordinaire, sur les coupes transversales des corpuscules simples, on aperçoit au centre de la massue interne un cylindre-axe en forme d'ovale granuleux noir, qui présente souvent une apparence légèrement comprimée. Autour de lui ressortent distinctement des rangées de filaments grisâtres plus ou moins

concentriquement disposés constituant toute la massue interne (fig. 27). Ces filaments sont plus ou moins sinueux, et ceux d'entre eux qui sont au voisinage immédiat du cylindre-axe sont un peu plus serrés que les autres, ce qui forme autour de la coupe du cylindre-axe comme un anneau plus foncé. De ces filaments partent de nombreux rameaux latéraux allant s'unir aux filaments concentriques voisins (fig. 27). Sur les coupes transversales des corpuscules composés on remarque dans la région moyenne de la massue deux cercles ou ovales granuleux brun d'acier correspondant aux deux ramifications du cylindre-axe. Autour de la coupe transversale de chaque ramification, on voit nettement ressortir deux systèmes de filaments concentriques reliés entre eux, qui, tous deux, sont entourés à leur tour d'un système général de filaments identiques.

On perçoit tout aussi nettement la structure réticulaire de la massue interne sur les coupes longitudinales des corpuscules simples et composés d'Herbst, surtout lorsque le corpuscule étudié se trouve dans la coupe de telle façon qu'on ne voit à une certaine distance focale qu'une rangée de noyaux des cellules de la massue interne. En pareil cas on constate aisément dans la massue la présence de filaments fins allant plus ou moins parallèlement à l'axe longitudinal de la massue. Ils s'incurvent légèrement et émettent sur tout leur parcours de fines ramifications latérales se subdivisant parfois, qui se relient aux filaments parallèles voisins pour former un épais réseau général.

Ce système s'étend immédiatement à la région de la massue interne qui, sous forme de couche plus ou moins épaisse, entoure la dilatation terminale du cylindre-axe. Autant que j'ai pu remarquer, le réseau en question est plus épais dans la région la plus périphérique de la massue interne et autour du cylindre-axe, et, dans les corpuscules composés, occupe également l'intervalle entre les deux ramifications du cylindre-axe.

La structure réticulaire de la massue interne se révèle encore chez les animaux adultes, sur les préparations traitées au procédé Cajal modifié par moi ou au procédé Golgi, mais moins nettement que par le procédé indiqué plus haut. Dans la conjecture que peut-être une im-

prégnation convenable de la massue interne au procédé Golgi trouvait ici un obstacle dans l'épaisseur considérable de l'épithélium de la muqueuse du bec de l'animal adulte et dans le fort développement de la massue externe, j'ai tenté de traiter par ce procédé la muqueuse de canetons d'un à sept jours. Et effectivement, le traitement de mes matériaux au procédé Golgi m'a permis de dégager la structure intime de la massue interne avec une netteté bien plus grande que tous les autres procédés appliqués par moi à l'étude de la muqueuse des animaux adultes.

Les filaments de la massue interne s'imprègnent sur les préparations semblables en cannelle foncé, tandis que les neurofibrilles faisant partie du cylindre-axe et de la dilatation terminale prennent une coloration noire intense, de sorte que sur un seul et même corpuscule les uns et les autres sont simultanément bien tranchés.

Sur les coupes longitudinales des corpuscules, on voit que toute la massue interne est bien formée, comme il a été signalé plus haut, de filaments fins légérement sinueux, allant plus ou moins parallèlement au cylindre-axe ou, dans les corpuscules composés, à ses ramifications, et émettant sur ce parcours une quantité de filaments fins latéraux réunissant les fils longitudinaux et formant dans l'ensemble un réseau serré très épais (fig. 23 et 24). Ce réseau est surtout épais dans la région périphérique de la massue, et s'insinue parfois légèrement par places dans les intervalles des cellules de la massue interne: en pareil cas, toute la partie périphérique de la massue semble hérissée de petits piquants courts.

Dans l'extrémité légèrement dilatée de la massue interne, qui renferme la terminaison épaissie du cylindre-axe, le réseau décrit enveloppe d'une couche plus ou moins épaisse toute la dilatation, et ici il est aisé de constater qu'il n'y a entre ce réseau et les neurofibrilles du renflement terminal aucune liaison organique. Les neurofibrilles de ce renflement, chez les canetons, sont relativement épaisses, complètement noires, et forment le plus souvent un réseau beaucoup plus lâche chez les adultes. Il en résulte souvent qu'on observe avec une parfaite netteté une liaison immédiate entre les diverses neurofibrilles et qu'on les voit former en effet un véritable réseau (fig. 24).

Dans certains cas, les neurofibrilles ne s'imprègnent que dans le cylindre-axe et dans les régions de la dilatation terminale qui en sont immédiatement voisines, ou bien elles n'y prennent absolument aucune imprégnation. Alors la dilatation, en partie dans le premier cas, en entier dans le second, reste claire et nettement délimitée d'avec le réseau ambiant de la massue interne. Il suffit souvent de modifier la mise au point pour apercevoir derrière la dilatation non imprégnée le réseau en question de la massue.

Si on tient compte de ce que, comme on l'a vu plus haut, la massue interne a parfois sa périphérie hérissée d'aspérités, il me semble qu'on peut s'expliquer pourquoi, me fondant sur l'étude de préparations traitées au bleu de méthylène, j'avais cru pouvoir avancer que le cylindre-axe émet des ramifications latérales allant aboutir entre les cellules de la massue interne. Sur les préparations traitées au même procédé, on voit parfois dans certains corpuscules le cylindre-axe et les éléments de la massue interne prendre une coloration intense, ou plutôt changer de coloration. Alors le cylindre-axe se fond avec la massue interne et offre l'apparence d'une tige plus ou moins épaisse comme parsemée d'expansions latérales, que j'avais prises à tort pour des ramifications latérales du cylindre-axe. L'erreur, à l'époque de mes recherches, était d'autant plus naturelle et excusable, qu'en raison de l'épaisseur des préparations, j'employais des objectifs assez faibles (Reichert, 8a).

Ainsi donc, après tout ce qui vient d'être dit, j'estime hors de doute que la massue interne est constituée d'un réseau serré de filaments fins, enveloppant d'une couche assez épaisse tout le cylindre-axe et les rameaux provenant de sa division (dans les corpuscules composés et dans les appareils à plusieurs massues), ainsi que leurs dilatations terminales. Les neurofibrilles du cylindre-axe sont sans rapports immédiats avec les filaments de la massue interne. Quant à la provenance des filaments formant le manteau plasmatique, il en sera parlé lors de la description des cellules de la massue interne.

Sur les préparations de muqueuse de petits canards et d'embryons d'oie de 30 jours, on aperçoit encore d'autres détails, non dépourvus d'intérêt, selon moi, de la structure des

corpuscules d'H e r b s t.-L'immense majorité de ces corpuscules ont déjà une massue interne complètement développée avec les cellules de la massue qui l'environnent et le cylindre-axe qu'elle contient, terminé par la dilatation caractéristique. Mais à côté de corpuscules de ce genre, presque complètement développés, il s'en trouve d'autres formes, qui sont encore en voie de développement. La massue interne de ces autres corpuscules contient un gros cylindre-axe, terminé par une grande dilatation piriforme, qui pourtant n'atteint pas le sommet de la massue et ne va guère que jusqu'au milieu ou aux 2/3 de sa longueur. L'autre moitié ou l'autre tiers de la massue interne déjà complètement développée ne contiennent pas de cylindre-axe, et sont occupés uniquement par un réseau de filaments fins (fig. 29 et 30). Il arrive souvent, en ce cas, qu'une partie considérable du cylindre-axe affecte la forme d'un renflement en massue, de l'extrémité libre duquel partent parfois un ou deux courts rameaux. Dans le cylindre-axe on distingue d'ordinaire parfaitement les neurofibrilles, et, dans le renflement même, l'épais réseau qu'elles forment (fig. 29, 30).

La présence dans la massue interne de gros cylindres-axes avec les renflements dont il vient d'être question situés à une certaine distance, parfois assez considérable, du sommet de la massue, s'explique, selon moi, par ce que, dans les corpuscules de ce genre, la croissance du cylindre-axe s'accomplit plus lentement que celle de la massue interne même. De telles dilatations terminales peuvent être hardiment nommées „cônes de croissance“ du cylindre-axe, desquels ces dilatations ne se distinguent au fond en rien.

Quant à l'immense majorité des autres corpuscules déjà complètement développés, on comprend qu'ils soient également le siège d'une croissance ultérieure de la massue interne ainsi que du cylindre-axe qu'elle renferme, mais cette croissance s'effectue régulièrement, c'est-à-dire que la dilatation terminale du cylindre-axe occupe constamment le sommet de la massue.

Les données qui précèdent me permettent d'émettre la supposition qu'en général, les dilatations, de forme et de dimensions diverses, qui terminent les cylindres-axes ou leurs ramifications dans les divers appareils nerveux terminaux

BOSTON
DEC 29 1962
MEDICAL LIBRARY

peuvent bien être, à proprement parler, considérées comme des „cônes de croissance“ arrêtés dans leur croissance et leur développement ultérieurs.

Cellules de la massue interne. On décrit sous ce nom, comme on sait, dans les corpuscules d'Herbst des éléments cellulaires particuliers disposés sur une rangée de chaque côté, à droite et à gauche, de la massue interne sur toute sa longueur. Quelles sont la forme et la structure de ces cellules et leurs relations avec le cylindre-axe, ce sont là des questions sur lesquelles, autant que je puis juger d'après la littérature du sujet, on n'a pour le moment que des indications très sommaires.

C'est ainsi, par exemple, que Van de Velde dit: „Les cellules dites du tact, qui limitent le manteau de la massue interne, ne montrent essentiellement qu'un noyau avec une nucléole distincte, tandis que par endroits une couche protoplasmique est à peine perceptible“ (page 242). Botezat considère les cellules de la massue interne comme des cellules du tact, en raison de ce que les ramifications latérales partant du cylindre-axe se terminent à leur surface par des disques tactiles.

Grâce à l'application des méthodes décrites plus haut, fixation par un faible mélange de Flemming et coloration des coupes à l'hématoxyline ferrique, procédé de Cajal modifié par moi, et surtout procédé de Golgi, etc., je suis en mesure de compléter les données acquises sur ces cellules.

On juge d'ordinaire de la présence de ces cellules par leurs noyaux, qui, disposés à une certaine l'un de l'autre sur une rangée, enveloppent des deux côtés et par en dessus toute la massue interne. Leur nombre, et par suite celui de leurs noyaux, varie de 6 à 24 et même davantage, selon la longueur de la massue interne. Par exemple, dans la muqueuse du bec du goëland, on rencontre des corpuscules comptant plus de 40 noyaux autour d'une même massue interne (fig. 7). Au sommet de la massue, il y en a un ou deux; à la base, on les trouve très souvent à partir du point où la fibre nerveuse à myéline perd sa myéline. Dans les corpuscules à plusieurs massues internes, chacune d'elles a ses cellules. Quant à la forme des noyaux, elle est plus ou moins arrondie, allongée et ovale,

mais de plus on en voit aussi en fer à cheval, et tous, indépendamment de leur forme, sont légèrement aplatis. Le réseau de noyaux est assez dru et renferme de nombreuses nucléoles de nucléine (chromatine), dont les unes, comme le montrent les coupes colorées au mélange d'Ehrlich-Biondi, sont oxyphiles, les autres basophiles, les premières étant beaucoup plus nombreuses que les autres, ce qui fait qu'il convient de rattacher les noyaux des cellules de la massue aux noyaux riches en basinucléine. Chaque noyau renferme de 1 à 3 ou 5 nucléoles assez grosses, de formes sphérique, allongée et ovale. Sur les préparations traitées au procédé Golgi, puis colorées au carmalun ou à l'hématoxyline, on peut remarquer que les nucléoles sont constituées de deux substances: l'une formant la plus grande partie de la nucléole et prenant une coloration par les procédés indiqués, l'autre étant un amas de menus grains qui s'imprègnent fortement à l'argent et deviennent noirs (fig. 11, 24, 29 et 30).

Ces groupes de grains argentophiles sont disposés dans les nucléoles de manière variable: tantôt ils sont à un pôle, tantôt aux deux de la nucléole; tantôt enfin il y a un groupe de nucléoles à un pôle, et à l'autre deux placés à certaine distance l'un de l'autre (fig. 11, 24, 29 et 30). Sur les préparations fixées au mélange de Lenhossek et colorées au mélange d'Ehrlich-Biondi, les grains en question prennent une coloration verte, et le reste de la nucléole une coloration rose.

Je n'ai pas rencontré chez les animaux adultes de division directe ou karyokinétique; au contraire, chez les jeunes canards et les embryons d'oie, on trouve souvent des noyaux à division karyokinétique.

Pour voir la forme du corps des cellules mêmes de la massue, le mieux, autant que l'ont indiqué mes observations, est de fixer les préparations au mélange faible de Flemming ou au liquide de Carnoy, puis de colorer les coupes à l'hématoxyline ferrique ou au procédé Mallory. Mais le tableau est d'une netteté particulière avec le traitement au procédé de Golgi : il est toutefois juste d'ajouter qu'avec ce procédé, on est loin d'être toujours sûr d'obtenir une imprégnation convenable des cellules. Très souvent la massue interne s'imprègne trop faiblement, ou, au contraire, trop fort, et alors elle pré-

sente dans son ensemble une apparence cannelle foncée ou noire. Dans la muqueuse du bec et dans la langue de l'oie, ainsi que des petits d'animaux, les cellules de la massue interne, en général, s'imprègnent plus facilement que celles du canard ou des vieux animaux.

Sur les préparations traitées par l'un des procédés indiqués, on peut constater que les cellules étudiées ont la forme de plaques anguleuses assez épaisses (fig. 25 et 27), dont les bords ne sont pas au contact, et par suite, les cellules elles-mêmes ne forment pas autour de la massue interne une gaîne fermée de toutes parts. De telle manière, les corps de ces cellules ne séparent qu'à droite et à gauche, et encore incomplètement, la massue interne de la massue externe, tandis que par devant et par derrière la massue interne est au contact immédiat de la massue externe. Il n'est pas rare que les corps de toutes les cellules en question ou seulement de quelques-unes fassent un angle plus ou moins aigu avec l'axe longitudinal de la massue, la pointe de l'angle étant tourné tantôt vers le sommet, tantôt au contraire vers la base (fig. 25).

Dans le corps des cellules on voit quelquefois ressortir nettement des fibrilles fines entrelacées (fig. 25), et en outre, sur les préparations traitées au procédé Golgi, se dessine dans chaque cellule avec une extrême netteté l'appareil réticulaire. Il est constitué, comme dans les cellules de la massue externe, par un peloton de filaments fins sinueux et reliés entre eux.

Les appareils réticulaires occupent toujours une position fixe : dans chaque cellule, ils sont contigus au côté du noyau qui est tourné vers la massue interne (fig. 7, 10, 11, 12, 14, 16, 22); plus rarement un appareil est plus voisin d'un des pôles du noyau ou près du pôle même. Ces appareils ont une dimension relativement peu considérable, une forme arrondie ou ovale, ou quelquefois légèrement allongée (fig. 7, 14). On peut remarquer dans certains cas qu'au point du noyau où l'appareil le touche, se trouve une entaille peu profonde.

Outre l'appareil réticulaire, dans les cellules de la massue interne, après traitement au procédé Golgi, et surtout au procédé Sjövall modifié par Kolatchov, ressortent nettement des chondriosomes, sous forme de chondriocontes et

de mithochondries (fig. 26 et 28). Elles sont tant dans le corps de la cellule que dans les expansions qu'il émet (v. plus loin) en grand nombre. C'est également de chondriosomes, comme on l'a vu à propos des cellules de la massue externe, que semblent constitués les appareils réticulaires. A tout ce qui vient d'être dit du corps des cellules de la massue, il faut encore ajouter que la partie de ce corps qui renferme le noyau dépasse plus ou moins le bord de la massue interne.

Quant à la question du rapport de ces cellules à la massue elle-même, elle est, me semble-t-il, suffisamment élucidée sur les préparations sur lesquelles on distingue nettement la forme des cellules de la massue. D'ordinaire, on voit tout d'abord partir du corps de chaque cellule des expansions plus ou moins épaisses et larges, dirigées vers l'intérieur de la massue, se subdivisant à l'infini et finissant par se partager en un grand nombre de filaments (fig. 25 et 27). Ces filaments, s'entrelaçant et s'unissant l'un à l'autre, forment le réseau serré très épais décrit plus haut qui maintient l'appareil nerveux dans la massue interne. Une partie de ce réseau onduleux remplit également, bien entendu, les intervalles restés libres entre les corps des cellules de la massue.

Sur les préparations traitées au procédé Sjövall modifié par Kolatchov, au lieu du réseau qui vient d'être décrit, on voit, en grande quantité et disposées irrégulièrement, des chondriosomes (fig. 26 et 28), comme encastrant d'une couche plus ou moins épaisse l'appareil nerveux terminal. Celui-ci dans beaucoup de cas s'imprègne plus ou moins nettement par l'acide osmique en même temps que les chondriosomes qui, comme il a été dit plus haut, se trouvent dans le corps et les expansions des cellules de la massue interne.

Ainsi donc, m'appuyant sur mes expériences, je puis dire que les cellules de la massue interne ne peuvent être en aucune manière considérées comme cellules tactiles. D'abord elles n'ont aucun rapport avec le cylindre-axe ou ses ramifications qui viennent se terminer dans la massue; en second lieu, par leur forme, leur structure et leur rapport avec la massue interne, elles présentent une dissemblance complète avec les cellules tactiles typiques. Une question se pose alors: à quels éléments doivent donc être rattachées les cellules de la mas-

sue interne? Tout ce qui en a été dit plus haut, leur forme, leur structure, le réseau que forment leurs expansions pour envelopper la terminaison nerveuse renfermée dans la massue, l'absence de tout lien avec cette terminaison, tout indique que les cellules de la massue interne doivent être rattachées aux éléments de soutien. Bien plus: j'estime qu'elles ne sont autre chose que les cellules de la neurillème appartenant aux fibres nerveuses à myéline se terminant dans les corpuscules. En effet, la fibre à myéline, en traversant la massue interne du corpuscule, conserve, comme on sait, sa capsule de myéline jusqu'à la massue interne même. Sur tout ce parcours, on y voit nettement les noyaux des cellules de neurillème, ou, comme on dit, des cellules de myéline. Il s'en rencontre fréquemment à la base même de la massue interne. Puis, à l'entrée de la fibre nerveuse dans la massue, la myéline disparaît, la neurillème passe évidemment à la surface extérieure de la massue, tandis que les cellules de la neurillème restent et accompagnent le cylindre-axe ou ses ramifications sous la forme de cellules de la massue interne. Les expansions de ces cellules sont principalement ce qui constitue cette capsule réticulaire qui entoure le cylindre-axe et qu'on appelle la massue interne.

b) Corpuscules modifiés d'Herbst

(fig. 31, 32—39).

Ils se rencontrent, en nombre relativement peu considérable, surtout dans la muqueuse du bec et dans la langue de l'oie, en même temps que les corpuscules d'Herbst typiques, et ont la même forme qu'eux, mais leurs dimensions sont, en général, un peu moindres, parfois 2 ou 3 fois moindres.

De plus, quant au procédé de terminaison des nerfs et à la quantité de massues internes, je distingue, parmi ces corpuscules, des formes simples et composées à une et plusieurs (2—3) massues internes.

1) Massue externe.

Par sa structure, elle ne se distingue en rien d'essentiel de celle des corpuscules d'Herbst typiques, mais en revanche la structure de la massue interne et la manière dont les nerfs

se terminent en elle permettent sans grande difficulté de distinguer ces corpuscules des autres appareils nerveux du groupe étudié.

2) Massue interne.

Au sujet de la massue interne, il faut tout d'abord faire observer qu'elle est beaucoup moins prononcée que dans les corpuscules d'Herbst typiques. Les corps des cellules de la massue avec leurs noyaux ne sont presque jamais régulièrement disposés sur deux rangs, et, dans la plupart des cas, ne suivent pas le cylindre-axe ou ses ramifications après leur entrée sur tout leur parcours (fig. 31, 32, etc.). De plus, une certaine partie plus ou moins considérable du cylindre-axe ainsi que des rameaux formés par sa division et ses dilatations terminales, dans l'immense majorité des cas, sortent des limites de la massue interne et passent dans la massue externe. Toutes ces particularités permettent de distinguer facilement les appareils nerveux étudiés des corpuscules d'Herbst typiques, qui leur sont si semblables au premier abord.

Les noyaux des cellules de la massue interne ont une forme arrondie, allongée ou ovale, et sont disposés à une certaine distance l'un de l'autre, au nombre de 7 à 10 ou plus (selon la longueur de la massue), tantôt dans sa partie périphérique (dans les corpuscules simples modifiés), tantôt (dans les corpuscules composés) les uns à sa périphérie, les autres plus ou moins reculés vers sa partie axiale (fig 31, 32 et 33). Les ramifications des expansions des cellules de la massue forment un réseau fin enveloppant le cylindre-axe (dans les corpuscules simples) ou les ramifications provenant de sa division (dans les corpuscules composés), ainsi que les dilatations terminales de la partie située dans la massue interne.

1. Corpuscules simples d'Herbst modifiés (fig. 31, 32, 33, 34, 35, et 1 et 2 dans le texte).

A la base de chaque corpuscule simple arrive une fine fibre nerveuse à myéline accompagnée d'une mince capsule périneurale. Puis elle pénètre dans la massue externe, y suit un parcours plus ou moins long selon les dimensions du corpuscule, et, parvenue à la base de la massue interne, perd sa capsule de myéline. Mais

il est aussi fréquemment des cas où la fibre nerveuse à myéline perd sa myéline à plus ou moins grande distance de la massue interne, ou, au contraire, tout au commencement de celle-ci. C'est là aussi, entre autres, une des particularités distinguant les corpuscules étudiés des corpuscules d'Herbst typiques.

D'ordinaire, sur tout le parcours de la fibre nerveuse à myéline, de la base de la massue externe à celle de la massue interne, ressortent nettement les noyaux et quelquefois les corps des cellules de la neurillème. Le cylindre-axe de la fibre a toujours l'apparence d'un fil très fin, dans lequel un puissant objectif seul peut révéler, et encore surtout en des points légèrement épaissis, des fibrilles isolées d'une extrême finesse. Dans des cas très rares, il a une épaisseur un peu plus grande, et alors on remarque plus nettement les quelques neurofibrilles qui le constituent. L'épaisseur insignifiante du cylindre-axe est une particularité caractéristique constamment inhérente aux corpuscules d'Herbst non typiques.

Entré dans la massue interne, le cylindre-axe dépouillé suit la partie médiane de la massue, sans changer de diamètre ou en s'épaississant seulement légèrement par endroits, et sans émettre de ramifications latérales. Au fond de la massue interne, il se termine par une petite dilatation piriforme, allongée ou ovale (fig. 31, 32, et 1 et 2 dans le texte). Celle-ci ou bien est enveloppée d'une mince couche de la substance de la massue, ou bien a sa base dans la massue même et son sommet, le plus souvent rétréci, dans la massue externe.

Quelquefois le cylindre-axe commence par former une dilatation ovale presque au sommet même de la massue interne, puis fait un coude arqué pour en sortir et aller se terminer presque immédiatement dans la massue externe par une dilatation identique (fig. 35).

Le plus souvent toutefois, le cylindre-axe fin, après avoir atteint le sommet de la massue interne, et formé fréquemment en ce point une petite boucle, pénètre ensuite dans la massue externe. Puis il se recourbe plus ou moins en forme d'arc de cercle et se termine là par une ramification typique (fig. 34). Mais souvent, une fois entré dans la massue externe et engagé dans ses lacis, il se dirige vers le bas, et, vers le niveau de

la partie moyenne ou de la base de la massue interne, ou, parfois même presque à la base de la massue externe, se termine par une dilatation d'une forme ou de l'autre (fig. 1 ci-dessous).

Sur tout ce parcours, souvent considérable (selon la longueur de la massue interne), du point de sortie de la massue interne à la dilatation terminale, ni le cylindre-axe, ni la dilatation elle-même ne sont enveloppés par le réseau formé

Fig. 1.

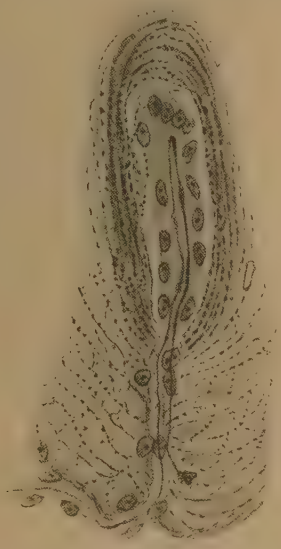


Fig. 2.

Fig. 1 et 2. Corpuscules simples d'Herbst modifiés, muqueuse de bec d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4. Réduction 1/3.

par les ramifications des expansions des éléments cellulaires de la massue interne. Ce n'est que dans des cas relativement rares qu'une couche à peine perceptible de ce réseau, formant prolongement de celui de la massue interne, accompagne le cylindre-axe sur un parcours plus ou moins considérable et pénètre dans la massue externe, et là cette couche ou bien disparaît progressivement sans laisser de traces, ou parfois se continue jusqu'à la dilatation terminale ou même jusque sur elle.

Il n'est pas rare que la massue interne s'incurve en arc ou forme vers son tiers supérieur une boucle située dans le plan transversal du corpuscule (fig. 32 et 33). Dans ces corpuscules, le cylindre-axe épouse les sinuosités de la massue et se termine par une dilatation à son sommet ou pénètre dans la massue externe et s'y termine en perdant peu à peu sa gaîne (fig. 33).

Dans beaucoup de cas, le cylindre-axe, parvenu au sommet de la massue interne, fait une boucle et retourne vers sa base, puis pénètre dans la massue externe. Là il n'est pas rare qu'il aille presque jusqu'au point d'entrée de la fibre nerveuse pour former une boucle et se terminer par une dilatation entre les lacis de la massue (fig. 2 dans le texte). Sur tout son parcours, de la base de la massue interne à celle de la massue externe, le cylindre-axe est sans gaîne réticulaire.

D'ordinaire la dilatation terminale elle-même prend place dans un des intervalles entre les lacis internes et externes faisant partie de la massue externe.

Ainsi donc, dans tous les cas décrits, le soutien de la partie du cylindre-axe et de sa dilatation terminale qui se trouve dans la massue externe est principalement constitué par les filaments unissant les divers lacis, et, en partie seulement, par le mince réseau qui prolonge la massue interne. Des traces de ce réseau, comme on l'a vu plus haut, n'accompagnent que sur une certaine distance le segment du cylindre-axe renfermé dans la massue externe, ou très rarement s'aperçoivent jusqu'à la dilatation terminale même et aussi autour de celle-ci.

Quant à la structure intime des dilatations terminales, elle consiste, comme dans les corpuscules d'Herbst typiques, en un réseau de neurofibrilles et de neuroplasme. Mais ce qui caractérise les dilatations, c'est que leurs neurofibrilles sont d'une finesse qui défie, peut-on dire, les mesures, et forment un réseau d'une épaisseur telle qu'on ne peut le pénétrer en partie qu'à l'aide de puissants objectifs (fig. 31, 32, 33, 34 et 35).

2. Corpuscules composés d'Herbst modifiés (fig. 36, 37, 38, 39, 40, et 3 et 4 dans le texte).

Ils se distinguent des corpuscules simples en ce que, dans le cas le plus simple, le cylindre-axe, à son entrée dans la

massue interne, se partage à une distance variable du sommet en deux branches fines (fig. 36). La division se fait d'ordinaire sous un angle plus ou moins aigu ou obtus, et le cylindre-axe forme parfois en ce point une dilatation triangulaire ou de forme irrégulière, consistant en un réseau épais de neurofibrilles. Le plus souvent l'une des branches se dirige vers le sommet de la massue interne, par lequel elle pénètre dans la massue externe, y forme boucle, et, après un court parcours horizontal, se termine entre les lacis de la massue par une dilatation peu considérable (fig. 36). Parfois une telle branche, à sa sortie de la massue interne, forme immédiatement une dilatation terminale de forme allongée, ovale ou piriforme. Quant à l'autre branche, elle atteint le sommet de la massue interne, puis fait un coude en arc, continue en sens inverse vers la base de la massue, et, peu après avoir pénétré dans la massue externe, se termine par une dilatation (fig. 36). Il n'est pas rare que la seconde branche aille tout droit, sans coude, vers la base de la massue interne et y forme une dilatation terminale. Il arrive encore que les deux branches du cylindre-axe se dirigent vers le sommet de la massue interne, d'où elles sortent pour pénétrer dans la massue externe et s'y séparer dans des directions différentes ou suivre, après avoir fait un coude, une même direction, chacune finissant plus ou moins loin par se terminer par une dilatation. Il y a aussi très souvent des corpuscules dont le cylindre-axe, entrant dans la massue interne, pénètre jusqu'au sommet. Ce n'est que là qu'il finit par former deux ramifications, qui s'engagent peu après dans la massue externe, se dirigent vers sa base, puis, au bout d'un trajet plus ou moins long, se terminent par des renflements de diverse grosseur (fig. 3 dans le texte).

A côté toutefois des formes qui viennent d'être décrites de ces corpuscules, il s'en rencontre constamment de plus compliquées. C'est ainsi, par exemple, qu'assez souvent la fibre nerveuse à myéline perd sa myéline et sa neurillème dès dans la région initiale de la massue externe, après quoi le cylindre-axe de la fibre se bifurque immédiatement en deux rameaux. Tous deux entrent dans la massue interne, se dirigent plus ou moins parallèlement vers son sommet avec quelques sinuosités, et ici l'une d'elles forme une petite dilatation, puis

se divise à son tour en deux branches, une longue et une courte, qui retournent à la base. La première sort par cette base et va, après avoir fait une boucle, se terminer dans la massue externe par une assez grosse dilatation de forme irrégulière, tandis que la branche courte forme une dilatation terminale vers le milieu de la massue interne (fig. 37). Quant à la seconde branche, elle se termine à peu de distance du sommet de la massue par un renflement, de la base duquel part vers le bas une fine ramification. Celle-ci, au tiers inférieur de la massue interne, forme un petit renflement de forme ovale (fig. 37).

Fig. 3.

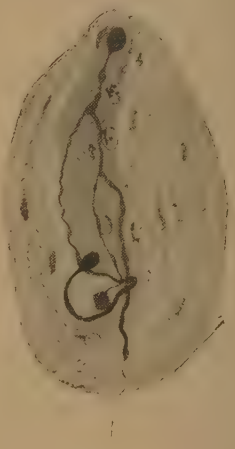


Fig. 4.

Fig. 3 et 4. Corpuscules composés d'Herbst modifiés. muqueuse de bec d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. comp. 4. Réduction 1/3.

Il y a encore des corpuscules où le cylindre-axe, s'incurvant légèrement dans la massue interne, fait à quelque distance de son sommet un coude arqué, se dirige vers l'extrémité opposée de la massue et fait une nouvelle boucle, après quoi son extrémité sort de la massue et se termine par une dilatation. De plus, le cylindre-axe émet encore deux branches : l'une vers le milieu de son segment ascendant, l'autre au point du coude arqué. La première, au bout d'une certaine distance, se

termine par une dilatation dans la massue externe, tandis que la seconde se dirige vers le sommet de la massue interne et forme juste à sa périphérie un renflement terminal (fig. 4 dans le texte).

Il n'est pas rare que le cylindre-axe entre dans la massue interne du corpuscule et se divise immédiatement en trois branches, qui, après avoir atteint l'extrémité un peu élargie de la massue, se subdivisent en plusieurs fines ramifications légèrement renflées par endroits. Celles-ci s'entrelacent en faisant plus ou moins de sinuosités, puis se terminent par des dilatations de diverse grandeur; quelques-unes d'entre elles sortent au préalable de la massue interne.

On rencontre fréquemment aussi des corpuscules composés dans lesquels les branches provenant de la division du cylindre-axe, à la base de la massue interne, se dirigent vers son sommet en se subdivisant chemin faisant en plusieurs ramifications. Celles-ci, après avoir atteint le sommet, font un coude arqué et descendent vers la base, y font une boucle, retournent au sommet, après quoi chacune se termine par une dilatation. D'ordinaire quelques-unes d'entre elles pénètrent dans la massue externe, où elles forment un renflement terminal. Il se forme ainsi dans la massue interne une sorte de peloton, composé de rameaux du cylindre-axe, entrelacés, recourbés en boucle et très fins, sans liaison entre eux et terminés en partie dans la massue interne, en partie dans la massue externe (fig. 38 et 39).

Cette sorte particulière d'appareil terminal peut, en particulier dans les préparations colorées au bleu de méthylène, simuler des terminaisons de fibres nerveuses de seconde espèce, décrites pour la première fois par Timoféev (28) dans quelques corpuscules génitaux.

Tout ce qui précède montre que les corpuscules d'Herbst non typiques sont caractérisés par les particularités suivantes: 1) Ils ont une massue interne faiblement développée avec une petite quantité de cellules, qui, ainsi que leurs noyaux, ne sont pas disposées régulièrement sur deux rangs, comme cela a lieu pour les corpuscules d'Herbst typiques. 2) Les cylindres-axes terminés dans la massue interne, ainsi que leurs ramifications, se distinguent par une épaisseur insignifiante. 3) Une

plus ou moins grande partie du cylindre-axe (dans les corpuscules simples), ou de quelques ramifications provenant de lui (dans les corpuscules composés), se trouvent et se terminent, non dans la massue interne, mais dans la massue externe. 4) La partie du cylindre-axe ou de ses ramifications située dans la massue externe n'est couverte que sur une certaine longueur plus ou moins grande d'une mince gaîne réticulaire. Tout le reste, ainsi que les dilatations terminales, est dépourvu de cette garniture ou n'en conserve que des traces à peine perceptibles.

Parmi les corpuscules décrits, il s'en rencontre à plusieurs massues internes. D'ordinaire, autant que j'ai pu remarquer, la massue interne, près de sa base, se divise en deux ou trois massues plus ou moins sinueuses. De plus, chaque massue, ou seulement quelques-unes d'entre elles, se divisent souvent à leur tour en deux massues plus ou moins courtes et arquées. Le cylindre-axe, dans les corpuscules de ce genre, se partage peu à peu en un nombre déterminé de branches, correspondant au nombre des massues du corpuscule. Ces ramifications sont dilatées par endroits et se terminent dans le sommet de chaque massue légèrement renflé, par des dilatations caractéristiques ou bien se divisent au préalable en deux ou trois courtes ramifications.

Parfois la massue interne a la forme d'un arc long et étroit, de la partie supérieur duquel part une massue latérale plus ou moins courte. Le cylindre-axe, dans de pareils corpuscules, se divise en T en deux branches terminées par des dilatations (fig. 40).

Dans ces corpuscules à plusieurs massues, comme dans ceux à une seule, il est d'observation constante qu'une ramification ou l'autre passe de la massue interne dans la massue externe, dans laquelle, souvent au bout d'un assez long parcours, elle se termine par un renflement (fig. 40).

c) Corpuscules d'Herbst-Grandry
(fig. 41, 42, 43, 44 et 45).

Ces corpuscules, par leur structure, sont semblables à la fois à ceux d'Herbst et à ceux de Grandry. Ils se rapprochent des premiers par la présence d'une massue interne et d'une

massue externe, et des seconds par des cellules de Merkel ou cellules tactiles typiques. Ces corpuscules ont une forme sphérique, elliptique, ovale et cylindrique et sont parfois légèrement arqués. Leur grandeur est en général plusieurs fois moindre que celle des corpuscules d'Herbst typiques, et ils se rencontrent constamment, mais toujours en quantité très restreinte. De tous les oiseaux que j'ai étudiés, je ne les ai trouvés que dans la muqueuse du bec et de la langue de l'oie, mais il est hors de doute qu'il en existe également chez d'autres oiseaux.

1) Massue externe.

Elle a une structure réticulaire, mais sans ces lacis concentriques qu'on trouve habituellement dans la plupart des corpuscules d'Herbst. Les cellules de la massue externe sont dispersées en ses divers points, sans trop de régularité, et ne se distinguent en rien de celles des autres corpuscules ; quelques-unes sont au voisinage immédiat de la surface extérieure de la massue interne, de sa base à son sommet (fig. 42 et 44).

2) Massue interne.

Elle a approximativement le même diamètre que dans les corpuscules d'Herbst typiques. Elle a le sommet fortement renflé, mais ressort elle-même moins en ce point que dans ses autres parties (fig. 41, 42 et 43). Dans les corpuscules sphériques, la longueur et l'épaisseur de la massue interne sont relativement peu développées, le sommet l'est au contraire assez fortement.

Quant aux cellules de la massue interne, les unes sont dans la couche périphérique, les autres plus voisines du cylindre-axe, mais en général, elles sont beaucoup moins nombreuses que dans les corpuscules d'Herbst typiques, et leurs noyaux ne forment que très rarement deux rangées, une de chaque côté de la massue. Sous ce rapport, la massue interne des corpuscules en question rappelle identiquement celle des corpuscules d'Herbst non typiques.

Dans les corpuscules de forme sphérique, on rencontre fréquemment dans la couche périphérique du sommet renflé

de la massue interne un assez grand nombre de cellules. Par leur structure et leur caractère, les cellules de la massue interne des corpuscules d'Herbst-Grandry n'ont rien qui les distingue de celles des appareils nerveux de première et de seconde espèce décrits plus haut. Mais outre ces cellules, le sommet dilaté de la massue de tout corpuscule d'Herbst-Grandry renferme contamment une autre grosse cellule de Merkel ou tactile typique (fig. 42, 43 et 45), en forme de grosse lentille biconvexe ronde ou ovale, et de structure identique à celle de la cellule tactile des corpuscules de Grandry décrits ci-dessous. Sur la périphérie de cette cellule sont disposés un certain nombre de noyaux comprimés de forme ovale ou elliptique appartenant aux cellules expansives plates qui constituent la capsule de la cellule de Merkel (fig. 41, 43, 44 et 45). La cellule elle-même est disposée dans la massue interne de telle manière qu'une partie de son bord est tournée vers le sommet (bord supérieur), et l'autre vers la base (bord inférieur).

Terminaisons des nerfs. A la base de chaque corpuscule arrive d'ordinaire une grosse fibre nerveuse à myéline. J'ai trouvé dans des cas peu fréquents des corpuscules dans la massue interne desquels il entrait deux fibres nerveuses: l'une plus ou moins grosse à myéline, l'autre relativement fine et probablement sans myéline (fig. 45). Parvenue à la base de la massue interne, la fibre nerveuse perd sa myéline et sa neurillème, et pénètre dans la massue interne sous forme de cylindre-axe dépouillé. Celui-ci a dans la plupart des cas une épaisseur assez considérable, suit la partie axiale de la massue et fait fréquemment des sinuosités. Les neurofibrilles qui le composent s'entrelacent et, par endroits s'unissent apparemment les unes aux autres, formant un réseau à mailles allongées. Parvenu en tel ou tel point du bord ou du corps de la cellule de Merkel, le cylindre-axe s'épaissit et s'élargit, et, après avoir fait parfois un léger coude, disperse ses neurofibrilles en éventail; celles-ci se divisent à l'infini, s'unissent entre elles, et forment avec la neuroplasme un disque tactile typique (fig. 41, 43 et 44), qui est d'ordinaire au contact immédiat d'une des surfaces du corps cellulaire, de son bord droit ou gauche, et, le contournant,

recouvre une certaine partie de la surface opposée de la cellule tactile (fig. 43).

Mais très souvent le cylindre-axe suit le bord droit ou gauche de la cellule, s'épaissit, forme parfois sur ce parcours un certain nombre de renflements, puis, contournant la moitié ou les deux tiers du bord entier de la cellule, se termine par une dilatation piriforme (fig. 45). D'ordinaire il paraît aplati du côté en contact avec le bord du corps de la cellule, et en même temps les neurofibrilles du cylindre-axe se divisent à l'infini et forment un réseau épais.

Enfin, dans quelques cas, le cylindre-axe, parvenu au bord de la cellule, se sépare préalablement en deux branches, une mince et une grosse, la première se soudant plus ou moins vite à l'autre, sur la surface même de la cellule (fig. 42).

Quant à ce que devient la fibre nerveuse la plus fine, qui parfois, comme on l'a vu plus haut, avec une grosse fibre arrive à un corpuscule, je ne puis en dire qu'une chose, c'est que j'ai pu la suivre jusqu'au bord de la cellule de Merkel (fig. 45). Etant donné que les cellules tactiles, comme on le verra plus loin, sont toujours enveloppées extérieurement par les ramifications des cylindres-axes des fibres sans myéline, je suppose que peut-être les fibres en question, elles aussi, peuvent être rattachées à ces fibres de seconde espèce.

Ainsi donc, la description qui vient d'être donnée des corpuscules d'Herbst-Grandry montre qu'ils réunissent les particularités de structure des corpuscules d'Herbst et de ceux de Grandry, ce qui m'a conduit à leur donner leur nom. Ajoutons encore qu'il s'en rencontre aussi à deux massues internes, une longue et une courte. L'extrémité dilatée de celle-ci est ordinairement occupée par une cellule tactile de moindre dimension que l'extrémité renflée de la massue longue.

(La suite au 3e fascicule du Tome I).

Explication des figures (Pl. X—XIII).

Toutes les figures sont exécutées à l'aide de l'appareil à dessiner d'Abbé avec les objectifs de microscope de Zeiss *).

Signification des lettres.

a.—Massue externe.
b.—Noyaux des cellules intérieures de la massue externe.
c.—Massue interne.
d.—Noyaux des cellules de la massue interne.
e.—Cellules de Merkel ou tactiles.
f.—Disques tactiles.
g.—Cellules de la capsule.
h.—Fibres nerveuses à myéline.
l.—Cylindres-axes.

Planche X.

Fig. 1 et 2. Cellules de la massue externe du corpuscule d'Herbst; dans une cellule on voit l'appareil réticulaire (fig. 2). Oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12.

Fig. 3. Cellule de la massue externe du corpuscule d'Herbst avec l'appareil réticulaire et les chondriosomes. Canard. Fixation au liquide de Meves (imprégnation dans une solution d'acide osmique à 2% pendant deux jours d'après Kolatchov). Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12.

Fig. 4. Cellule de la région extérieure de la massue externe du corpuscule d'Herbst. Canard. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4.

Fig. 5. et 6. Corpuscules simples d'Herbst typiques. Muqueuse de bec de canard (fig. 5) et d'oie (fig. 6). Méthode de Golgi. Fig. 5: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4. Fig. 6: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 2.

Fig. 7. Corpuscule simple d'Herbst typique. Muqueuse de bec de goëland (Lestris parasitcus). On voit les cellules de la massue interne et la rangée des cellules les plus intérieures de la massue externe. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4.

Fig. 8 et 9. Coupes transversale (fig. 8) et longitudinale (fig. 9) de la dilatation piriforme terminant le cylindre-axe dans le corpuscule simple d'Herbst. Muqueuse de langue d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4.

Fig. 10, 11 et 12. Corpuscules composés d'Herbst. Muqueuse de bec de canard. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert 1.30, oc. 4.

) Les figures de toutes les planches sont réduites au 1/8).

Planche XI.

Fig. 13. Corpuscule composé d'Herbst. Muqueuse de bec de canard. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4.

Fig. 14. Corpuscule composé d'Herbst. Muqueuse de bec d'oie Il s'y engage deux fibres nerveuses; le cylindre-axe de l'une d'elles (la plus fine) se divise dans la massue interne en deux ramifications, terminées par des dilatations. Méthode de Golgi. Obj. apochr., 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 2.

Fig. 15. Corpuscule composé d'Herbst. Muqueuse de langue d'oie. Dans la massue interne le cylindre-axe se divise en trois ramifications terminées par des dilatations piriformes. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 2.

Fig. 16 et 17. Corpuscules simples d'Herbst à deux massues internes. Muqueuse de bec de canard (fig. 16) et d'oie (fig. 17). Sur la fig. 17, dans chaque massue interne du corpuscule s'engage le cylindre-axe d'une fibre nerveuse particulière. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4.

Fig. 18 et 19. Corpuscules simples d'Herbst à trois massues internes recourbées. Muqueuse de bec de canard (fig. 18) et d'oie (fig. 19). Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. 4.

Fig. 20, 21 et 22. Corpuscules composés d'Herbst à deux massues internes. Canard. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12 (fig. 20) et oc. 4 (fig. 21 et 22).

Fig. 23 et 24. Corpuscules simples d'Herbst. On voit la structure de la massue interne. Muqueuse de bec de caneton de quatre jours. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12.

Fig. 25. Corpuscule simple d'Herbst. On voit la structure de la massue interne. Oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12.

Planche XII.

Fig. 26. Partie de la massue interne d'un corpuscule simple d'Herbst. Muqueuse de bec d'oie. On voit les chondriosomes dans les expansions des cellules de la massue interne. Fixation au liquide de Meves (imprégnation dans une solution d'acide osmique à 2% pendant quatre jours d'après Kolatchov). Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. comp. 12.

Fig. 27. Coupe transversale de corpuscule simple d'Herbst. Muqueuse de bec de caneton de 4 jours. Mélange Flemming. Hématoxyline ferrique + fuchsine. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 12.

Fig. 28. Corpuscule simple d'Herbst. Muqueuse de bec d'oie. On voit les chondriosomes dans les cellules de la massue interne. Fixation au liquide de Meves (imprégnation dans une solution d'acide osmique à 2% pendant quatre jours d'après Kolatchov). Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. comp. 12.

Fig. 29 et 30. Corpuscules simples d'Herbst. Muqueuse de bec de caneton de quatre jours. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 8.

Fig. 31. Corpuscule simple d'Herbst modifié. Muqueuse de bec d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4.

Fig. 32. Corpuscule simple d'Herbst modifié à massue interne arquée. Muqueuse de bec d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. comp. 4.

Fig. 33. Corpuscule d'Herbst modifié. Muqueuse de bec d'oie. Le cylindre-axe fait un coude dans la massue interne, d'où il sort pour se terminer dans la massue externe. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1,4, oc. 4.

Fig. 34. Corpuscule simple d'Herbst, à massue interne arquée dans sa partie supérieure. Muqueuse de bec d'oie. La dilatation terminale du cylindre-axe est dans la massue externe. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert 1.30, oc. 4.

Fig. 35. Corpuscule simple d'Herbst modifié. Muqueuse de langue d'oie. Le cylindre-axe forme une dilatation dans le cul-de-sac de la massue interne, puis va se terminer par un renflement dans la massue externe. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert 1.30, oc. 2.

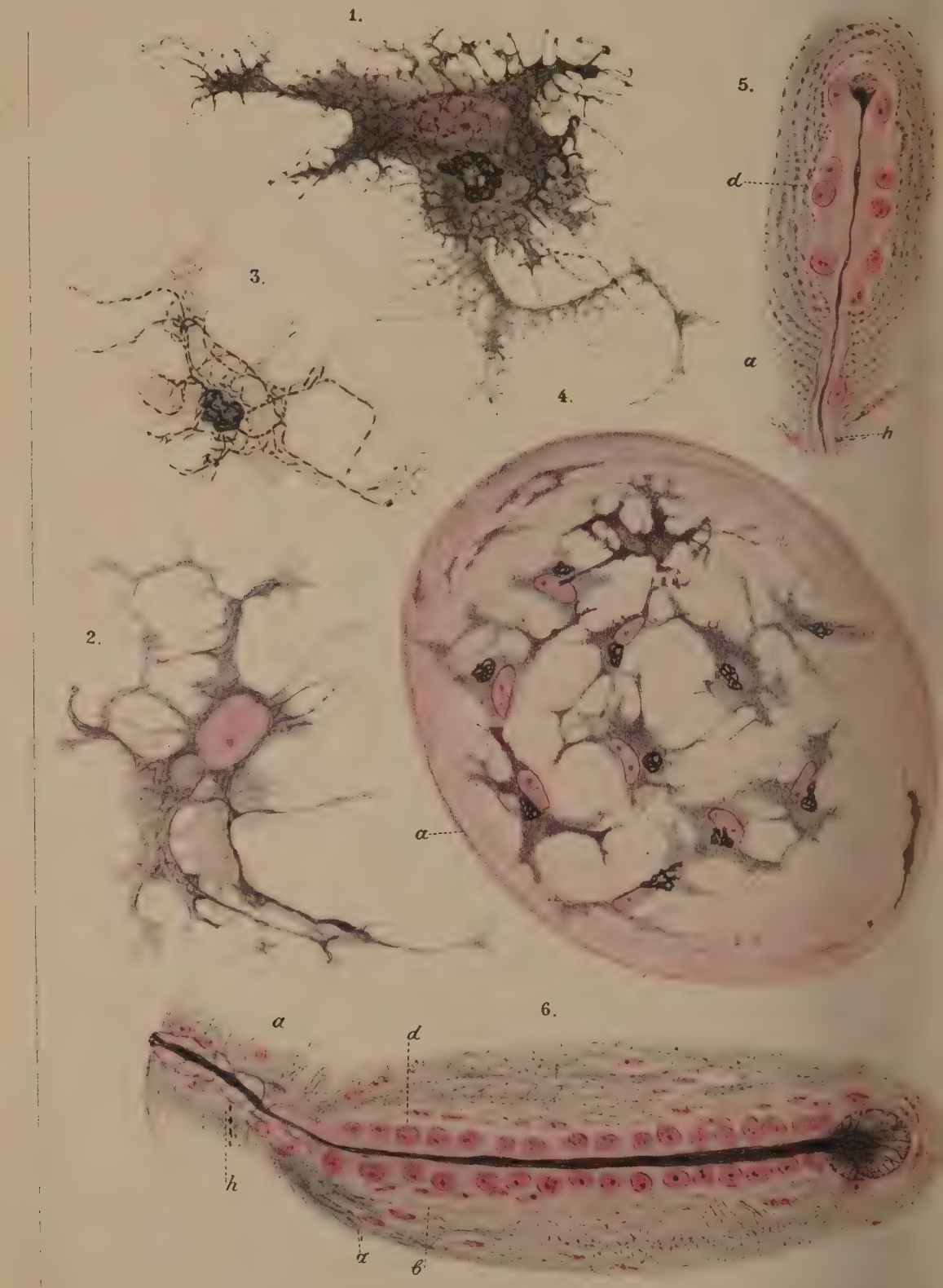
Fig. 36. Corpuscule composé d'Herbst modifié. Muqueuse de bec d'oie. Le cylindre-axe se divise dans la partie supérieure de la massue interne en deux ramifications : l'une passe peu après de la massue interne dans la massue externe, fait un coude et se termine par une dilatation ; l'autre descend jusqu'à la base de la massue interne, puis fait un coude pour pénétrer dans la massue externe et s'y terminer par une dilatation. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4.

Fig. 37, 38 et 39. Corpuscules composés d'Herbst modifiés. Muqueuse de bec d'oie. Le cylindre-axe, dans la massue interne de chaque corpuscule, se divise en plusieurs rameaux, terminés par des dilatations de dimensions et de formes variées ; la plupart de ces dilatations sont dans la massue externe. Méthode de Golgi. Fig. 37 et 38: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4. Fig. 39: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. comp. 4.

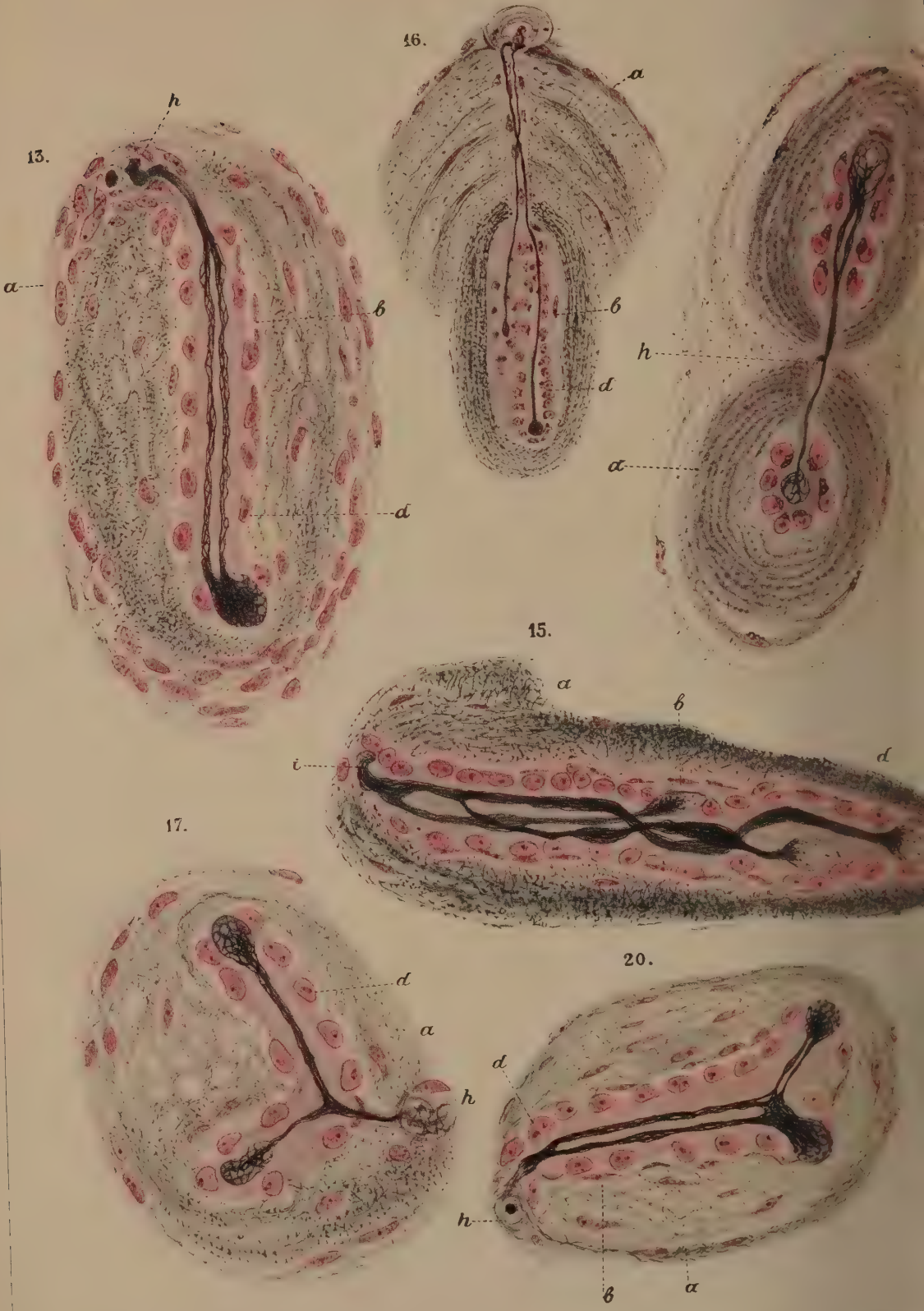
Fig. 40. Corpuscule composé d'Herbst modifié, à deux massues internes. Muqueuse de bec d'oie. Méthode de Golgi. Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4.

Planche XIII.

Fig. 41, 42, 43, 44 et 45. Corpuscules d'Herbst-Grandry. Muqueuse de bec d'oie. Sur la fig. 45, pénétrent dans le corpuscule deux fibres nerveuses. Méthode de Golgi. Fig. 41, 42 et 45: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.4, oc. 4. Fig. 43 et 44: Obj. apochr. 2 mm., ouvert. 1.30, oc. comp. 4.

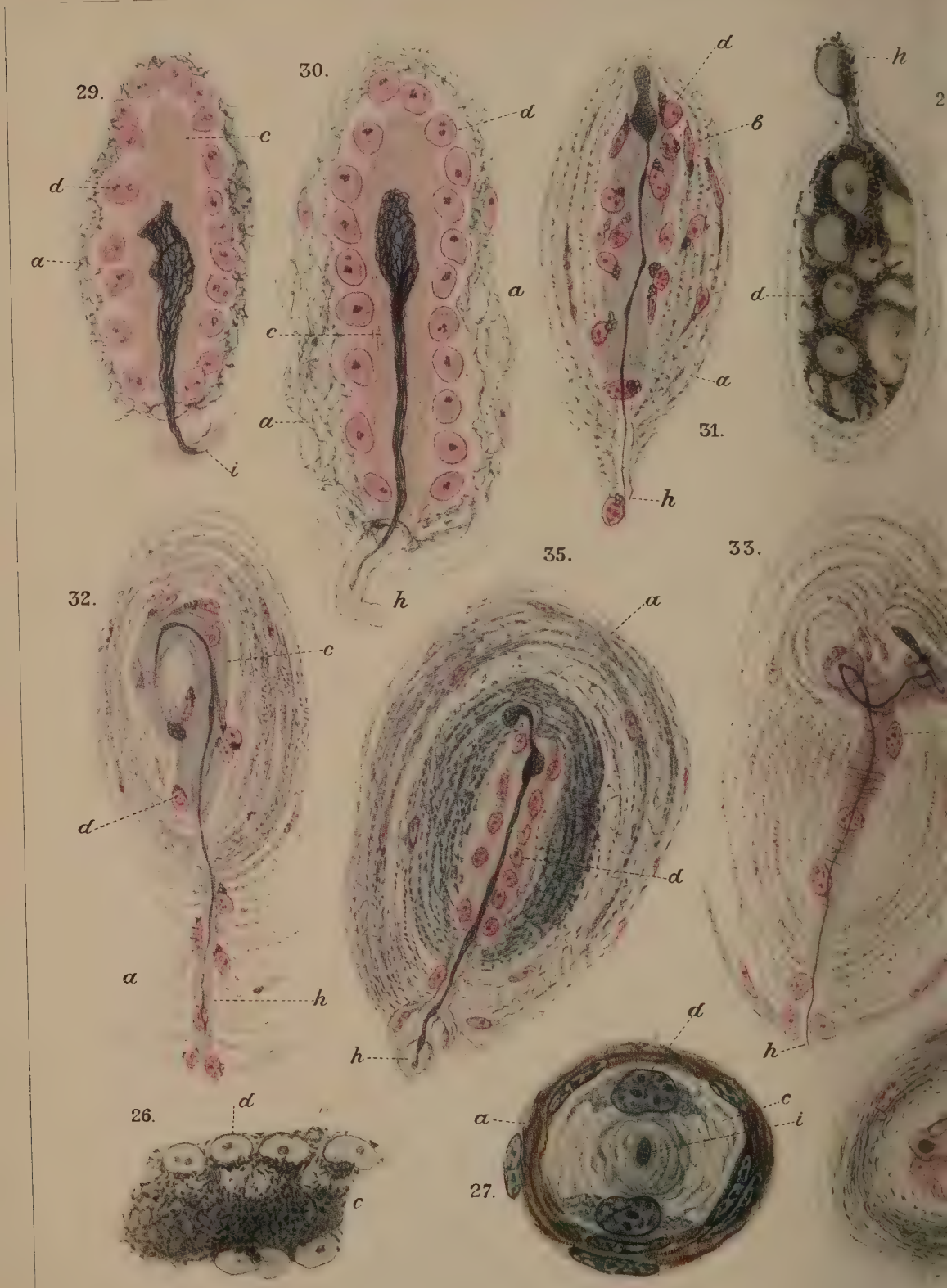

1.
3.
4.
5.
d
a
h
2.
a
6.
a
d
h
a
b

Photocinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.



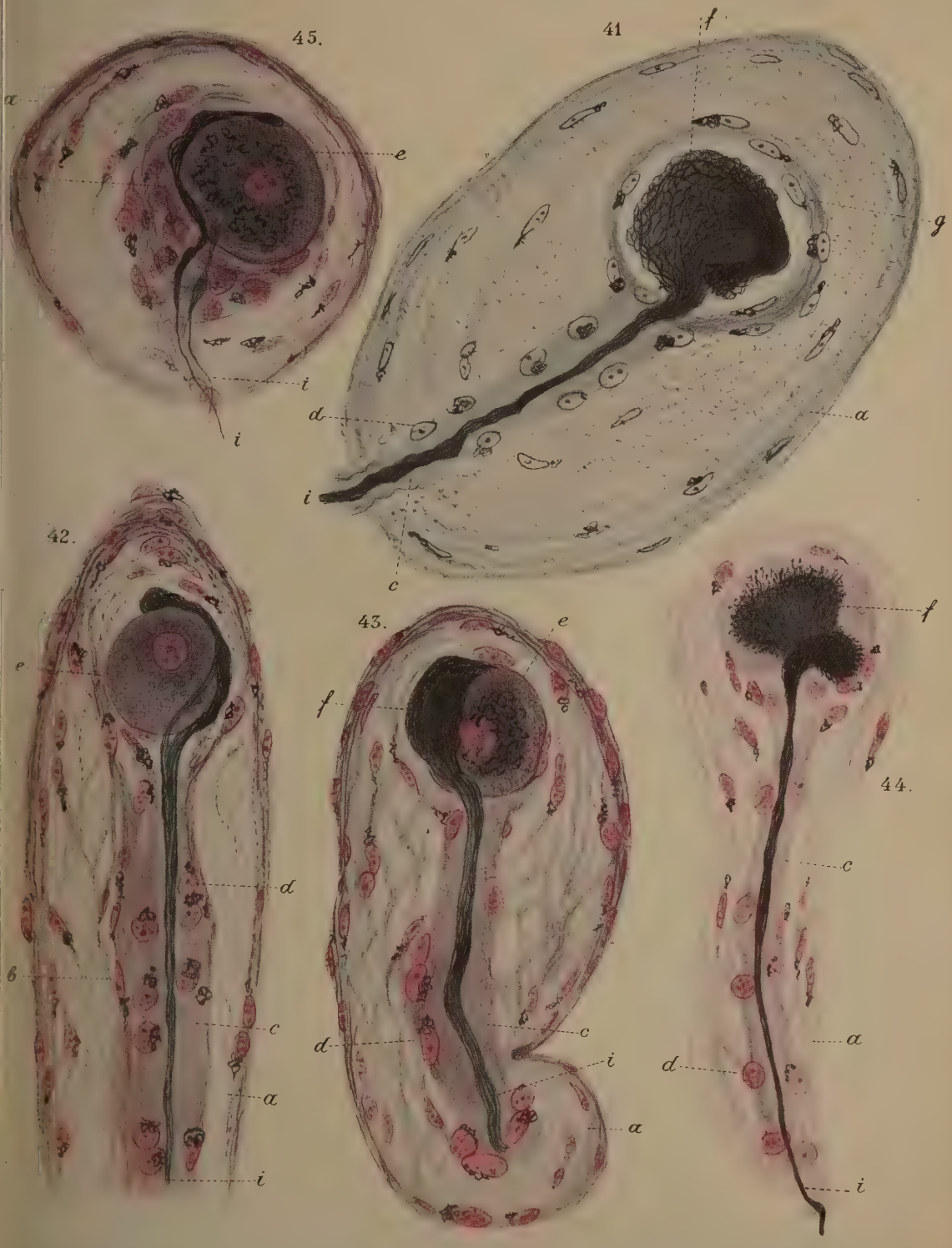
1 Dessiné d'après

Photocinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.



A. Dogiel del.

Photocinkogr. artist. A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.



A. Dogiel del.

Photocinkogr. artist A. A. Evdokimov & Co. Petrograd.

On the structure and meaning of efferent ducts in large salivary glands.

S. G. Tschassownikow,

Professor of the Imperial University of Tomsk.

Pl. XIV.

The investigation of efferent ducts of large salivary glands long since led to the conclusion, that their function does not always rest merely with the pouring out of secretion, but that some of them are besides appointed for the preparation of the constituent parts of the saliva.

The observation of large and minor ducts received no sufficient attention, the latter being chiefly directed towards the medium sized ducts, the so called salivary tubes.

As far as it concerned the chief ducts and the large ones passing on the interlobular connective tissue, it was established by Kölliker (1852), W. Krause (1864), Henle (1873), Frey (1876) and Klein (1882), that from the interior they are lined with tall columnar epithelial elements between whose sharpened feet are arranged smaller and irregularly polyhedral substituting or basal cells. The columnar epithelium with a double layer of nuclei (Steiner, 1892) sits on a homogeneous membrana propria which is followed by fibrillar connective tissue containing in the ductus submaxillaris of man longitudinal bundles of unstriped muscle cells.

Later on the chief efferent ducts turn into salivary tubes which penetrate into the smallest lobules. Pflüger (1866—9) was first to turn his attention to the fact that in cells of columnar epithelium with one layer of nuclei which lines these tubes may be seen a rod-like structure characterized by some parallel rods

arranged longitudinally along the lower half of cells. In explaining the origin of such a differentiation by the penetration of the fibrillar axis cylinder of nerve fibres into these cells Pflüger ascribed a considerable part to striated epithelium in the regeneration of glandular cells and supposed the salivary tubes to be appointed for a secretory function. Still later the subject was pursued by Merkel (1883), who on the ground of the reaction with pirogallic acid, which caused the cells of salivary tubes as well as calcium salts to become brown, asserted that the function of striated epithelium consisted in the preparation and secreting of the mineral constituents of the saliva.

Merkel's views met with a strong opposition on the side of Lazarus (1888) and particularly on that of Werther (1886). The idea, however, that the epithelial coat of salivary tubes represents glandular epithelium found many adherers among later investigators. They are all inclined to think that the granules arranged in rows in a likeness of rods, in the lower portion of cells of salivary tubes and considered as mitochondria by Regaud and Mawas (1909) and also O. Schultze (1911) move during their active state to the interior and convert into secretion.

The question of the manner of transformation and the kind of secretion originated in these cells still remains unexplained. On the other hand while Solger (1896), Kolosov (1902) Illing (1904) saw the formation of secretion in the separation from the cells of large bright bladders, Mislavsky and Smirnov (1896) and also R. Krause (1897) repeatedly found a fine grained mass in the lumen of ducts. Ultimately Maximov (1901) ascribed a part in the preparation of secretion to the cellular nuclei. The observations of Zerner (1886). Eckhard (1887) and R. Krause (1902) led at the same time to the recognition of the secretive quality of striated epithelium. They showed that sodium indigo sulphate injected into the blood penetrates through the cells of striated epithelium and is then secreted by the latter into the lumen of ducts exactly in the same way as the elements of other glands, viz. of the liver and kidneys.

Finally as far as it concerns the minor efferent ducts of salivary glands the intermediary or intercalated parts above their membrana propria, Boll (1869), Asp (1871) and v. Ebner

(1872) described one layer of epithelium consisting in some glands of cubical in other of flat cells. According to Kolosov, however, (1898), the epithelium is composed of two layers. Merkel (1883) saw the function of the intermediary parts in the preparation of liquid transudate but his opinion met with no recognition. V. Ebner (1889) and Kolosov (1902) also declared themselves in favour of the secretory function of epithelium of minor efferent ducts, but also failed to give sufficient confirmation.

Our own observations have been carried on a great number of animals (dogs and particularly cats) whose salivary glands have been studied after previous hunger as well as after feeding with fibrous meat, powdered meat, dry powdered bread or after subcutaneous injection of pilocarpin.

The objects have been preserved in different fixative fluids the best result being obtained in the case of our mixture consisting of corrosive sublimate, osmium aud acetic acid (saturated solution of corrosive sublimate in physiological solution of NaCl — 30 ccm., 2% watery solution of osmic acid — 10 ccm., glacial acetic acid — 1 ccm.,), which was injected into the blood vessels of the animal after previous washing with the physiological solution of NaCl. After mounting bits of salivary gland by means of the mixture and after hardening in alcohols of increasing strength thin paraffin sections have mostly been stained with iron haematoxylin, after M. Heidenhain, and with alcohol solution of acid fuchsin.

As far as it concerns our own observations we shall begin the account with the description of the chief and large efferent ducts lined from the interior with the columnar epithelium with a double layer of nuclei. Studying the salivary glands of well fed or pilocarpinized animals, it is possible to observe that tall columnar cells immediately adhering to the lumen of the ducts on their upper end carry some bright bladders, whose size is subject to considerable variations: they either cover the cells in the shape of small caps or grow large and bulge out far into the lumen of the ducts. Such appearances have repeatedly been observed in other glandular cells and described as drops of the issuing secretion in lower animals by Henschen (1904) and Todaro (1902) and by Zimmermann, Miha-

lovsky (1911), Brinkmann (1912), myself (1915) and others in mammals. As often, however, they have been declared to be artificial products due either to an unsatisfactory fixation (Sauer (1895), R. Krause) or to a previous dressing by means of a physiological solution of sodiumchloride (Kolosov). It is, however, impossible to agree with such an explanation on the following grounds: in the first place because the appearance of the bladders has been observed even in cases of most careful fixations and on objects, which have not been washed in the solution of the salt, secondly — because they are not be found in all the large ducts of the gland and then again not in all the cells of the same duct.

Regarding the described bladders as preformed structures, connected with secretion, we are in a position to point in favour of this view to the fact, that on the preparations it is possible to follow all the stages of such a secretory process. Accordingly in some cells near the upper free ends and consequently in the neighbourhood of the central bodies appears an accumulation consisting of small and densely arranged granules lying closely together and staining with iron haematoxylin more intensely than the cell body (fig. 1).

Later the granules swell visibly up and turn into drops which cause on the side exposed to the lumen the appearance of a bright zone composed of small thin-walled vesicles (fig. 2).

In case of an energetic secretion similar drops may be found lying deeper distributed all over the upper region of the cell body. When the drops have grown in size and fused, they give rise to a bladder which makes its way out of the cell into the lumen, while in the cell body near the basis of such a bladder may still very often be observed some separate vesicles (fig. 3).

Accordingly the preparations made by the methods of Benda or Regaud show, that mitochondria possessing in the elements of large ducts the shape of granules or short rods are more numerous in active glands than in resting ones, and are found to be scattered all over the cell bodies with the exception of their upper free ends occupied by bright drops.

The above mentioned facts make it necessary to recognise the secretory function of the chief and large efferent ducts of salivary glands [1]).

Further along the interlobular connective tissue the large ducts turn into salivary tubes.

The transition takes place gradually and is characterized by the fact that in its first stages the epithelium of the salivary tubes remains containing two layers of nuclei although its component cells, in spite of some formations in the shape of rods at the basis and an accumulation of a particular secretion at the free end, still retain the appearance of narrow and thin elements (fig. 4). Soon after, however, the number of small, irregular polyhedral basal cells diminishes and ultimately they disappear completely. Tall columnar cells meanwhile increase in bulk and arrange themselves into rows.

Observing these cells in the submaxillary glands of animals in hunger (dogs and cats), where they are more developed (fig. 5), it is possible to notice that after various fixations they are not everywhere separated from each other by very distinct boundaries. Besides, in the lower third of every cell are found large granules partly forming more or less regular rows running from the membrana propria to the spherical or oblong nucleus rich with chromatin. These chains of granules have formerly mostly been taken for rods. It cannot be doubted, however, that in the elements of columnar epithelium large granules have the meaning of mitochondria. Confirming so far the observations of Regaud, Mawas and O. Shultze we find it necessary to add that these mitochondria differ from the like formations in other cells in that they remain visible in cases of such fixatives (containing a sufficient quantity of acetic acid) which usually caused their disappearance.

From the lower portion the described granules move into the middle one of the cell body but in resting elements they are never numerous, the first place in this respect being occu-

[1]) Exactly the same secretory changes we have been able to state in case of the large efferent ducts of the lacrymal gland and pancreas. They are seen with particular distinctness in the corresponding cells of the pancreas in amphibians (*Molge, Siredon*).

pied by small, lightly stained clumps and almost colourless granules whose appearance recalled that of vacuoles. This last circumstance caused the question of the existence of a protoplasmic network in cells of salivary tubes to become the subject of discussion among many investigators. Such a conception, however, is hardly correct and not justified by microscopic appearances. It is easier to accept that the protoplasm in these cells presents an uniform mass, which in consequence of the presence of numerous granules assumes the shape of microscopic foam. In the lower third of cells are also found real fibrils which in resting elements are almost invisible being hidden by rows of aggregated granules.

On the preparations obtained after fixation by means of our mixture and stained with iron haematoxylin and acid fuchsin, on the upper end of cells is clearly discernible a comparatively small circle occupied by a ready secretion. The latter has the appearance of small granules closely placed together, and stained intensely with acid fuchsin in brick red while the rest of insertions of the cell body stains with iron haematoxylin either in black or grey, occasionally with a bright rosy tint. Unlike Solger we have failed to find pigmented granules in the cells and therefore cannot agree with Kolosov who considers fat globules their constant attributes. We have met the latter either by way of exceptions singly or in groups in the middle portion of the cell body in the neighbourhood of the nucleus, or in case of long kept specimens in consequence of the dissolution of osmized grease by xylol in the shape of round vacuoles with intensely coloured walls.

The central bodies (centrosomes) are found with difficulty in the cells of salivary tubes owing to their position among a mass of other granules similarly stained with iron haematoxylin. To this circumstance ought to be attributed the cause of Zimmermann's mistake which he made when he described central bodies near the free surface of cellular elements. In reality central bodies are never to be found there but in resting cells lie in the shape of a pair of granules in the middle portion of the cell body at some distance from the nucleus (fig. 6). A careful analysis of preparations, however, leads to the conclusion that the position of central

bodies does not remain constant but alters with different physiological conditions. In case of exhaustion of cells the centrosomes move towards the free end of cellular elements from which they always remain separated by a more or less narrow circle occupied by secretion. Finally in case of fixation by Golgi's method in the middle portion of cells above the nucleus and consequently within the same field with the central bodies appears the „apparato reticolare"—a network of black lines here, however, less developed than for instance in nerve cells or the elements of Djianuzzi's crescents (fig. 7).

Passing to the description of functional changes we must previously observe that even in case of hunger not all the cells of salivary tubes are in a state of rest and that in some the secretion may be clearly discernible even then, while on the other hand the alterations caused by feeding or poisoning with pilocarpin in different elements of columnar epithelium prove very unequal. Hence we are obliged to consider those appearances as most typical which are the most frequent in the conditions of the experiment.

In the beginning of secretion, e. g. after 15 m. feeding with meat, the boundaries between the cells of salivary tubes become more distinct than in the state of rest. In the lower portion of cells accumulates a greater number of granules, they are placed more closely together, rows of them succeed with particular regularity and in case of an insufficiently elective staining produce the effect of rods (fig. 8).

During further stages of the secretory process (after 20 to 60 m. feeding) the number of granules in the lower region of cells visibly diminishes, the former gradually passing into the middle portion of the cell body. The transition is not accomplished equably: some rows of granules remain, but differ from those peculiar to resting cells by being less closely placed together, other rows of granules disappear almost entirely (fig. 11). The reduction of the number of granules does not, however, cause the attenuation of cells, the latter being evidently prevented by the formation of new granules out of a nutritive serous fluid filtrating from the blood vessels. Hence in cells on the preparations appear bright longitudinal layers which sometimes are so numerous that they mark the boundaries between separate

rows of granules; in other cells accumulations of the bright mass are only partly visible but they obtain a still greater development and alternate with dark zones containing a considerable amount of granules (fig. 12).

In such circumstances in the lower portion of cellular elements begins to take place a certain differentiation: between rows of granules appear thin protoplasmic cords running radially from the basis of the cell body and interrupted somewhere in the neighbourhood of the nucleus (fig. 11).

An analysis of the transversal section of cells shows that in case of these cords we have real protoplasmic fibrils which although they may join with their upper ends seem not to be connected by anastomoses on the way.

The different appearances described by previous investigators were evidently caused by the above mentioned peculiarities in the structure of cells of salivary tubes. Consequently it is hardly possible to doubt the identity of the protoplasmic fibrils which we have discovered with Pflüger's finest rods. At the same time one succeeds not unfrequently in seeing separate rows of granules accompanied by layers of bright substance, and in that instance the cells appear to be traversed by little tubes filled with secretory material mentioned by Lavdovsky (fig. 9) Finally supposing that the bright substance is able to dissolve in macerating fluids, such as ammonia chromate, it is easy to understand why under the influence of this reagent the lower end of different cells divides into rods of very unequal thickness. Namely, when rows of granules are separated by narrow bright layers their lower ends in macerated and isolated cells assume the character of a brush. Further if the layers are few and intervene between whole groups of granular rows then in case of the same treatment in the lower portion of the cell body may appear branches thicker and more wide at the basis such as have been depicted by Pflüger.

The investigation of salivary tubes in various physiological conditions has enabled us to establish the fact that even in case of a most energetic secretion the dimensions of the lower portion of cells hardly at all contract either transversally or longitudinally. The circumstance is caused by the nucleus always steadily keeping its position in the cell body and

never moving to the basis or the free surface as it has been depicted by Mislavsky and Smirnov. It remains in its place even when the majority of granules leave the lower portion, and when immediately below the nucleus appears an accumulation of a bright homogeneous mass. To complete the characteristic of the lower region in the elements of the striated epithelium it is necessary to add that when the secretion caused by poisoning with pilocarpin has reached its maximum and when consequently large granules formerly situated in the lower portion of the cell-body have moved into the middle one, they are replaced by new ones—which are smaller than those of the resting state or in state of moderate secretion—penetrating incessantly far into the interior of the cell body (fig. 13). Such relations observed in dogs and cats in artificial circumstances are very common in case of rabbits.

The lower portion of cells passes into the middle one which is the place of formation of the secretion without any sharply drawn line of demarcation. In relation to the dimensions of the latter it is necessary to hold in mind that contrary to the statement of Maximov, during secretion the cells of salivary tubes do not shrink, at least visibly. Further, as at the same time the dimensions of the lower portion remain unaltered, we are brought to the recognition of the fact that the size of the middle region of cells varies according to the quantity of secretion, viz. contracts when the secretion accumulates in the cell body and expands when it is being expended. Hence the conclusion that in the elements of striated epithelium the processes of formation and secretion proceed simultaneously. Along with the description of quiescent cells it has already been mentioned that in their middle portion are also found some few comparatively large granules identical with those of the lower portion, further some smaller and less intensely coloured granules and finally granules of the same size as the preceding, but which took hardly any staining. Let us consider the changes which all these elements undergo in the state of function. In this respect it is possible with positiveness to state the fact only that in active cells the granules of the lower portion move into the middle one and accumulate there the readier the swifter the secretion proceeds. At the same time

the granules appear to be distributed without any definite order, and never reaching the upper end of cells divide into small clumps.

To decide the question whether in every given case the lightly stained granules predominate or the almost stainless ones, is very difficult, both kinds being mixed together and connected by intermediate forms. In the matter of appreciation of their physiological importance particularly instructive are the appearances obtained at the moment of the greatest intensity of the secretory process (in our experiments after 3—5—7 h. after injection of pilocarpin). In such cells (fig. 13) almost the whole of the cell body is occupied by stained granules which seem to be smaller than the usual ones, the difference between the lower and the middle portion being reduced to such an extent that only the granules under the nucleus, at least in some places, lie in groups and are arranged in rows. At the free surface of cellular elements is found a small remains of secretion, and under it a narrow line consisting of vesicles, or more correctly speaking, containing almost stainless granules. Thus, during the maximum activity of glands the process of secretion simplifies and evidently consists in that the granules during their progress from the basis of cells lose their capacity for staining near the free surface and dividing convert into secretion. In such a case the smaller granules less intensely coloured with iron haematoxylin and under normal conditions observed in the middle portion of the cell body may have the meaning only of an intermediate and not necessary product of the transformation of large granules of the lower region of cells, viz. the latter before giving rise to the stainless granules divide into smaller and less intensely coloured clumps. All these facts are not devoid of interest even from a general cytological point of view. If it be considered that large granules in the cells of striated epithelium correspond to mitochondria then from our investigations it follows that mitochondria do not immediately turn into secretion but undergo previously some possibly very complicated changes in their physico-chemical properties.

Some authors have attributed an important part in the formation of secretion to the cellular nuclei on account of their growth in bulk (Mislavsky and Smirnov), changes in shape, dark staining during the period of maximum activity and finally

on account of the exudation of some peculiar granules into the cell body (Maximov). In relation to the first of these phenomena we have also sometimes succeeded in seeing a sort of swelling up of nuclei in secreting cells but the growth in size evidently does not stand connected with secretion as it has been observed in some animals and has not been taking place in others in spite of similar circumstances in relation to work. Further it can not be doubted that the irregular shape of the nuclei does not characterize the active state of cells, but simply represents an artificial product due to the influence of fixatives which causing the shrinkage and separation of nuclei from the cell body thereby give rise to the appearauce of „vacuoles" in their neighbourhood. Nor do we attribute any importance to the deeper staining of the nuclei with iron haematoxylin; besides the rarity of such appearances they are not to be met when other methods of staining are used, viz. saffranin, acid fuchsin (after Galeotti) and others. Finally, in our specimens we have failed to discover the peculiar granules lying in the cell body near the nucleus, and according to Maximov secreted by the latter. Maximov himself, however, has not observed the transition of the elements of the nucleus into the cell body, while his arguments in favour of the intranuclear origin of the granules to which he refers, viz. their adherence to the nucleus and similar staining are of course not sufficiently convincing. To sum up the result at which we have arrived in relation to this question we may conclude that the nucleus plays an undisputable part in the formation of the secretion as it generally does in case of metabolism but its present participation as in many other cells is not accompanied by distinct morphological changes.

Let us now consider those changes which take place at the upper end of active cells of salivary tubes. As soon as the secretion begins the upper portion of the cell body occupied by small and characteristically stained secretory granules seems first to expand then gradually to contract, but in normal conditions never disappears entirely. The processes of secretion well demonstrated in our preparations are very simple and consist in the swelling up and transformation of separate granules into small colourless drops which moving

towards the free surface of cells often fuse on the way into large drops and being pushed out into the lumen of salivary tubes give rise to big bladders (fig. 10, 12, 14 and 15). The investigation of the salivary glands of pilocarpinized animals enables us to complete these informations with some interesting details. Occasionally one succeeds in noticeing that in the upper portion of cells small granules of secretion fuse and form larger clumps which stain less heavily than the ordinary small granules, evidently on account of the swelling up caused by fusion. (fig. 16). In other cases out of small drops of secretion arise yet within the cells larger drops which in their turn fuse and as in the elements of the interlobular efferent ducts cause the formation of big bladders projecting far into the lumen of salivary tubes. By means of repeated injection of pilocarpin it is possible to gain an almost complete exudation of the secretion. Only traces of it remain and acquire different shapes: either that of a narrow, homogeneous, chacteristically stained border at the free surface of cells or of a small number of secretory drops. This stage of the process probably lasts a short time and then is superseded by the formation of a new secretion. Consequently one obtains appearances on which in the depth of cells near the nucleus is found a finely grained and stained secretion, and to the interior from it to the very end of the cell body—a series of small secretory drops (fig. 17).

The described process of secretion has not been observed by any of the previous investigators. The circumstance is undisputably explained by the imperfection of their methods of fixation which prevented them from seeing the secretion itself. Consequently some authors (Solger, Zimmermann and Illing) described only the final result of the secretory process viz. the appearance of bright bladders on the free end of cells. Others (Mislavsky and Smirnov, R. Krause) considered that the small granules were secreted out of the cells into the lumen of salivary tubes. The latter fact never occurs in reality. Our control observations show that such appearances may be explained either by that the granules only seem to be lying freely in the lumen, but in fact belong to the upper end of cells in the depth closing the lumen of salivary tubes, or that by means of fixatives the content of bladders separated

from the cellular elements precipitates in the shape of granules. Passing into the small efferent ducts the salivary tubes rapidly contract, and only at the very end tall columnar cells peculiar to them become lower and acquire an almost cubical shape. It is a well known fact that the intermediary parts in submaxillary glands are lined with cubical epithelium and in parotids by one layer of elongated thick cells. To this it must be added that, as it was justly observed by Koloso v (1898), the epithelium of the submaxillary gland in dogs and cats consists not of one, but of two layers, owing to the presence of some flat basal elements to the exterior of the cubical cells. The second layer even in one and the same animal in different intermediary parts appears to be unequally developed, viz. in some cases the basal cells reach the glandular tubes while in others they interrupt at some distance from them. We have failed to observe the projection of the cells of small efferent ducts into the lumen of glandular tubes, while the appearances which to some extent reminded of the „centroacinous elements" of the pancreas, could be explained as in the latter organ by particular relations of intermediary parts to the glandular tubes.

Specially large cubical cells are found in the small efferent ducts of the submaxillary gland of a rabbit, where they display a very characteristic differentiation. They contain very small granules closely placed together and lightly stained with acid fuchsin. The latter do not occupy the whole of the cell body but are distributed in its upper third immediately adhering to the lumen (fig. 18). If we consider that the granular circle varies under different physiological conditions and appears more narrow in activity than in state of hunger we are lead to the conclusion that intermediary or intercalated parts possess a secretory function [1]).

[1]) v. Ebner's (1899) reference to the fact that in the inner portion of the cells of the small efferent ducts of submaxillary gland of a rabbit granules were discovered by Nussbaum (1877—8) and Langley (1879) is not quite correct. E. Müller (1896) justly showed that their descriptions applied to the granular elements of the alveoles. The granulation seems to have been depicted for the first time by Held (1899), and later the like structural relations have been observed by Fleischer (1904) in the minute efferent ducts of the lacrymal gland of a calf.

As our investigations have established the presence of typical secretory capillaries between the cells, a fact evidently caused by the advent of secretion, there can not remain any doubt as to such a meaning of intermediary parts (fig. 19).

If we pass further to the parotids of a rabbit in the elements of their intermediary parts we shall find that the granulation, though discernible, is not distinct. Further in dogs and cats it is impossible to find any granules at all in the cells, notwithstanding the fact that even there two circles are noticeable in the cell body, viz. the lower—protoplasmic and the upper—uniform and slightly stained with acid fuchsin (fig. 20). It is likely, however, that even in these animals the upper circle of cells contains granules but they are too minute and stand beyond the limits of the power of the microscope. In this we can not fail to see an analogy with the relations displayed by the striated epithelium in different animals. In dogs and cats the upper end of its elements consists of distinct secretory granules while in rabbits, instead, is only found a plain uniform circle. Ultimately in evidence of the fact that intermediary parts in all animals stand directly connected with secretion let us point to the circumstance that in dogs and cats in case of energetic work at the free surface of the cells of small efferent ducts appear either some very minute or somewhat larger bright drops.

Summarizing we may formulate the principal results of our investigalion in the following manner:

1. In the preparation of the component parts of the secretion delivered by large salivary glands take part not only terminal regions but all the efferent ducts.

2. As in all glands the latter have a structure essentially similar, and as the most important and typical constituents of the saliva are prepared in glandular tubes or alveoles, the existing division of these organs into efferent ducts and terminal regions has a sufficent physiological basis and ought do be retained.

EXPLANATION OF FIGURES.

Plate XIV.

All the figures were drawn with Zeiss oil apochromatic objective 1,5 mm., compensating ocular 4 and Abbé's camera lucida with projection on the object table of the microscope. All with the exception of Fig. 7 were made from specimens fixed with a mixture of corrosive sublimate, osmium and acetic acid, and stained with iron haematoxylin and acid fuchsin. Fig. 7 refers to the preparation made by Golgi's method and stained with alum-carmine.

Fig. 1. From the chief efferent duct of the submaxillary gland of a cat after 30 m. feeding with fibrous meat. At the free end of cells an accumulation of small dark granules of secretion.

Fig. 2. Showing the large efferent duct of the submaxillary gland of a cat 45 m. after injection of pilocarpin. At the free end of cells an accumulation of small secretory drops.

Fig. 3. Illustrating the appearance of secretion in the shape of large bladders in the large efferent duct of the submaxillary gland of a cat 1¼ h. after injection of pilocarpin.

Fig. 4. From the beginning of the salivary tube of the submaxillary gland of a young cat ¾ of an h. after injection of pilocarpin showing columnar epithelium with a double layer of nuclei, narrow columnar cells, the discharge of secretion in the shape of bright bladders on the free ends of cells closing the lumen, a small quantity of fine grained secretion under them.

Fig. 5. A salivary tube of the submaxillary gland of a cat 12 h. after partaking food showing large granules (mitochondria) arranged only partly in radial rows in the lower portion of cells, smaller and more slightly stained clumps in the middle portion, fine grained secretion on the free ends. The boundaries between the cells are indistinct.

Fig. 6. Illustrating cells with central bodies from the salivary tube of the submaxillary gland of a kitten in hunger.

Fig. 7. Cells from the salivary tube of the submaxillary gland of a cat with Golgi's intracellular network.

Fig. 8. The salivary tube of the submaxillary gland of a cat after 20 m. feeding with powdered meat. Protoplasmic fibrils between rows

of granules (mitochondria) in the lower portion of cells; from the lower portion a great number of granules have moved into the middle region of the cell body.

Fig. 9. Cells of the salivary tube of the same object showing protoplasmic fibrils partly arranged in pairs and lying closely together.

Fig. 10. The salivary tube of the submaxillary gland of a cat after 15 m. feeding with powdered meat. The boundaries between the cells are distinctly visible. In the majority of cells granules of the lower portion are arranged in radial rows; the ring occupied by secretion is wider than in case of hunger, and among its fine grained mass are discernible small secretory drops.

Fig. 11. Salivary tube of the submaxillary gland of a cat 1½ h. after injection of pilocarpin. The number of granules in the lower portion has diminished; the granules are arranged in rows separated by bright layers; at the free ends a small quantity of secretion.

Fig. 12. Salivary tube of the submaxillary gland of a cat after 47 m. feeding with fibrous meat. Granules (mitochondria) in the lower portion of cells lie in groups, between them—bright layers. The quantity of secretion has diminished; in the lumen are visible drops of secretion.

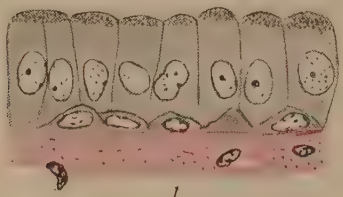
Fig. 13. A salivary tube from the submaxillary gland of a cat 5 h. after injection of pilocarpin. The granules (mitochondria) are smaller than under usual conditions, in the lower portion they lie in groups, passing in large numbers into the middle portion of the cell body they do not reach the remains of secretion the latter being separated from them by small almost colourless clumps.

Fig. 14 & 15. From the salivary tubes of the submaxillary gland of a kitten after 1 h. feeding with dry powdered bread showing the dissolution of granules of secretion with a subsequent formation of drops and their discharge into the lumen of the duct.

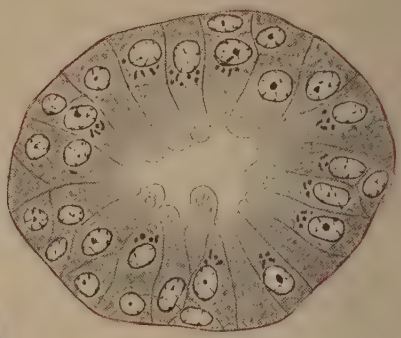
Fig. 16. From the salivary tube of the submaxillary gland of a cat 1½ h. after injection of pilocarpin illustrating the fusion of granules of secretion into larger clumps and their discharge in the shape of bladders.

Fig. 17. From the salivary tube of the submaxillary gland of a cat 9 h. after reiterated injection of pilocarpin. The ring occupied by secretion has grown wider; its lower portion consists of small granules, and nearer to the lumen of bright drops. In the neighbourhood of the nucleus are visible half dissolved drops of osmized grease.

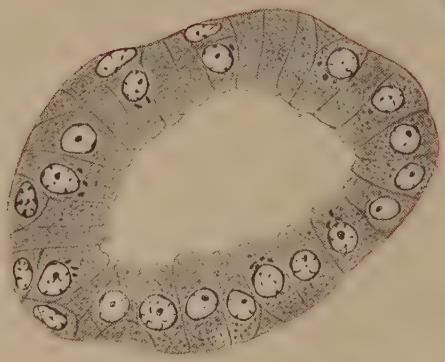
Fig. 18. From the submaxillary gland of a rabbit 2½ h. after injection of pilocarpin. On the left a salivary tube passing into an intermediary part, on the right a glandular tube adhering to the latter and containing two kinds of secretory elements: bright as well as granular ones. In the salivary tube the grain-like mitochondria occupy the greater part of the cells, on their free ends the secretion has the character of a homogeneous mass. In the



1.

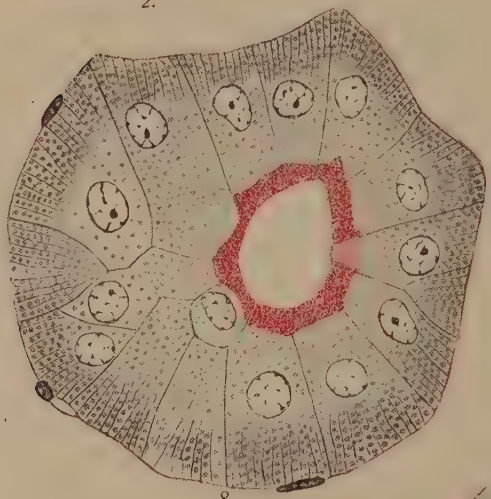


3.



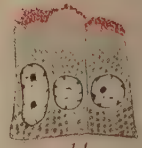
2.

6.



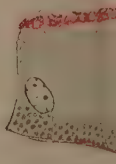
8.

5.

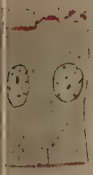


14.

18.

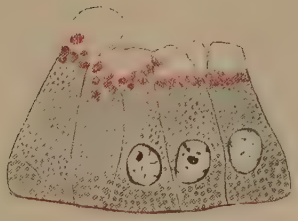


15.

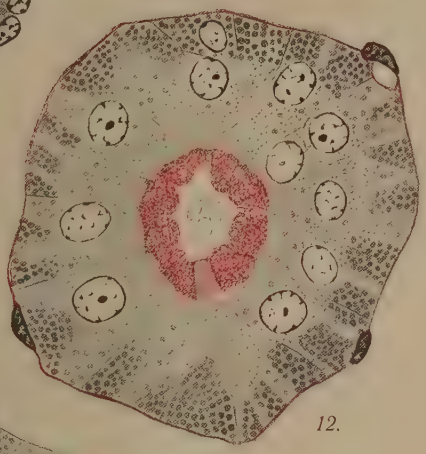


10.

7.

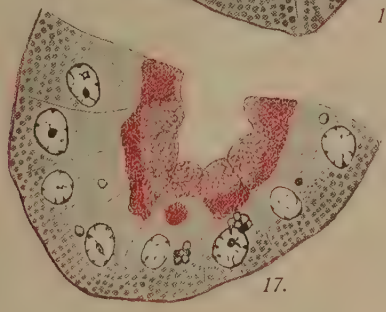


16.

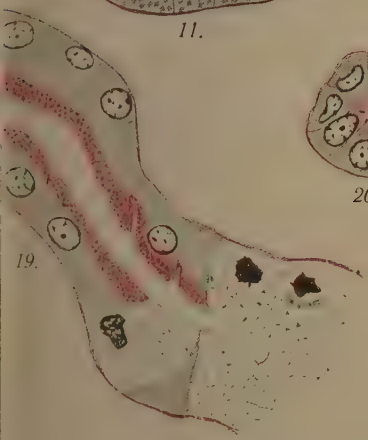


12.

11.

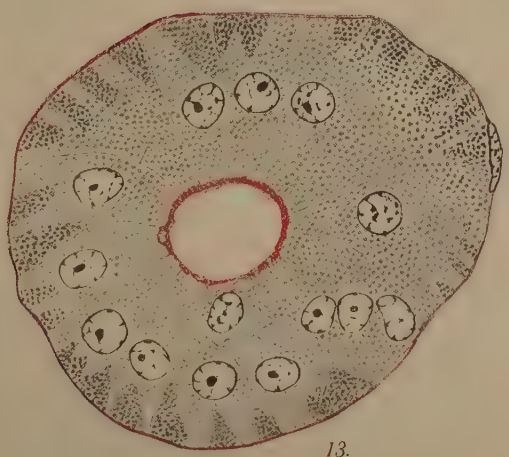


17.



19.

20.



13.

Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

elements of the intermediary part at the lumen are minute secretory granules.

Fig. 19. From the submaxillary gland of a rabbit after 40 m. feeding showing intermediary parts (on the left), the beginning of the glandular tube (on the right), secretory capillaries in two places among the cells of intermediary parts.

Fig. 20. A section through an intermediary part of the submaxillary gland of a cat after 25 m. feeding with dry powdered bread illustrating columnar epithelium with one layer of nuclei with two rings in its cells: the lower—protoplasmic and the upper containing the secretion in the form of a homogeneous mass.

LITERATURE.

(The works marked with asterisks were not accessible in the original, and are quoted from references).

1. Altmann, R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2 Aufl. Leipzig. 1894.

*2. Asp, G. Bidrag tiel spottkörtlarnes mikroskopiska anatomi. Akad. Abhandl. Helspingfors. 1871.

3. Boll, Fr. Ueber den Bau der Thränendrüse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5. 1868.

4. — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der acinosen Drüsen. Inaug. Diss. Berlin. 1869.

5. Brinkmann, A. Die Rückendrüse von Dicotyles. Anat. Heft. 109. 1908.—Die Hautdrüsen der Säugetiere. Ergeb. f. Anat. u. Entw., Bd. 20. 1912.

6. Ebner, V. v. Ueber die Anfänge der Speichelgänge in der Alveolen der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8. 1872.

7.—Köllikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6 Aufl. Bd. III. 1899.

*8. Eckhard, C. Ueber den Eintritt in das Blut in'icierten indigschwefelsauren Natrons in den Speichel. Beiträge zur Physiologie C. Ludwig zu seinem 70 Geburtstag gewidmet. Leipzig. 1887.

9. Fleischer, B. Beiträge zur Histologie der Thränendrüse und zur Lehre von den Sekretgranula. Anat. Heft., Bd. 26. 1904.

10. Frey, H. Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 5 Aufl. 1876.

11. Heidenhain, M. Plasma und Zelle. Zweite Lief. Iena. 1911.

12. Heidenhain, R. Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handb. der Physiologie von L. Hermann, Bd. 5. 1880, Russian transl. 1886.

13. Held, H. Beobachtungen am tierischen Protoplasma. 1. Drüsengranula und Drüsenprotoplasma. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1899.

14. Henle, I. Handbuch der Anatomie des Menschen. Eingeweidelehre. Bd. 2. 2 Aufl. 1873.

15. Henschen Folke. Zur Kenntnis der blasenförmiger Sekretion. Anat. Heft., Bd. 26. 1904.

16. Illing, G. Vergleichende makroskopische und mikroskopische Untersuchungen über die submaxillares Speicheldrüsen der Haussäugetiere. Anat. Heft. Bd. 26. 1904.

*17. Klein, E. Observations on the structure of cells and nuclei. Quart. Journ. of micr. Scienc. New Ser. V. 19. 1879.

18. — On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas. Ibidem. V. 22. 1882.

19. Kovalevsky, N. Ueber das Blutgefässystem der Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885.

20. Kölliker, A. Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. 2 Bd. Leipzig. 1850—52.

21. Kolosov, A. Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58. 1898.

22. — Zur Anatomie und Physiologie der Drüsenepithelzellen. Anat. Anz., Bd. 21. 1902.

23. Krause, R. Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45. 1895.

24. — Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Bedeutung der Gianuzzi'schen Halbmonde. Ibid., Bd. 49. 1897.

25. — Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Ueber die Ausscheidung des indig-schwefelsauren Natrons durch die Glandula submaxillaris. Ibid. Bd. 59. 1902.

26. Krause, W. Ueber die Drüsennerven. 1. Die Ganglien in den Drüsen. Zeitschr. f. rat. Medic., Bd. 31, R. IV. 1864.

27. Lavdovsky, M. Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13. 1877.

28.—Digestive apparatus. Foundations for the study of the microscopical anatomy of man and animals. Edited by M. Lavdovsky & F. Ovsianikov, v. 2. St. Petersburg. (Russian).

*29. Langley, I. N. On the structure of serous glands in rest and activity. Procedings of the Royal. Soc., V. 29. 1879.

30. Lazarus, A. Ueber die sekretorische Function der Stäbchenepithelien in den Speicheldrüsen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 42. 1888.

31. Maximov, A. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58. 1901.

32. Mayer, S. Einige Bemerkungen über Nerven der Speicheldrüsen. Ibid., Bd. 6. 1870.

33. Merkel, F. Die Speichelröhren. Rectoratsprogramm. Leipzig. 1883.

34. Mihalovsky, I. Zur Frage von Entwickelung der sekretorischen Zellen des Drüsenmagens bei Vögel. Anat. Anz., Bd. 39. 1911.

35. Mislavsky, N., & Smirnov, A. On the teaching of salivary secretion. Works of Soc. of Nat. at the Univ. of Kazan, Vol. 29. 1895. (Russian).

36. — Weitere Untersuchungen über die Speichelsekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol.; Physiol. Abt. 1896.

37. Müller, E. Drüsenstudien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.

38. Nussbaum, M. Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. 1. u. 2. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13 u. 15. 1877—1878.

39. Pflüger, E. Ueber die Endigungen der Sekretionsnerven in den Speicheldrüsen. Ctbl. f. medic. Wissensch., Bd. 4. 1866.

40. — Ueber die Epithelien der Gland. submaxillaris. Ibidem.

41. — Ueber eine Endigungsart der Sekretionsnerven in den Speicheldrüsen. Ibid.

42. — Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen und die Entwicklung der Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5. 1869.

43. — Die Speicheldrüsen. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig. 1871; Russian transl. 1873.

44. Ranvier, L. Note sur la structure des glandes acineuses. Annotations au Traite d'Histologie et d'Histochémie de Frey. 1870.

45. Regaud, Cl., et Mawas, I. Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères. Compt. rend. d. l. Soc. d. Biolog., T. 66. 1909.

46. — Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules séro-zymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Compf. rend. Assoc. Anat. Nancy. 1909.

47. Sauer, H. Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46. 1895.

48. Schultze, O. Ueber die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 38. 1911.

49. Schiefferdecker, P. Zur Kenntnis des Baues der Schleimdrüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23. 1884.

*50. Solger, B. Ueber den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Festschr. z. 70 Geburtstag von C. Gegenbaur. Bd. 2. 1896.

51. Steiner, H. Ueber das Epithel der Ausführungsgänge der grösseren Drüsen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40. 1892.

52. Todaro, F. Sur les organes excréteurs des Salpides. Arch. Ital. d. Biolog., T. 38. 1902.

53. Tschassownikow, S. On the question of the microphysiology of the thyroid gland and the relation of this organ to the epithelial corpuscules. Tomsk. Univers. News. Vol. 61. 1915. (Russian).

54. Werther, M. Einige Beobachtungen über die Absonderung der Salze im Speichel. Arch. f. d. gesam. Physiol., Bd. 38. 1886.

55*. Zerner, Th. Ein Beitrag zur Theorie der Drüsensekretion. Wien. med. Jahrb. 1886.

56. Zimmermann, K. W. Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52. 1898.

Le tissu chondroïde dans le cœur de l'homme,

par

D. Trétiakoff.

Odessa.

Pl. XV.

Introduction.

Il y a quelques années j'ai décrit (33) dans la paroi des sinus veineux des poils tactiles des Mammifères un tissu spécial, dont la substance fondamentale se distingue par une affinité très prononcée pour les couleurs basiques d'aniline. L'analyse histologique de ce tissu m'amena à conclure que sa substance basophile fondamentale peut être considérée comme la substance interfibrillaire „cimentante" modifiée du tissu conjonctif. Vu le rapport entre cette modification du tissu conjonctif, découverte par moi, et les couleurs d'aniline, je l'ai nommée „tissu gélatineux basophile". J'ai émis la conviction que le siège de ce tissu ne se borne pas aux parois des espaces veineux des poils tactiles et qu'il se rencontre en général assez fréquemment dans différents organes du corps des Vertébrés. En même temps j'ai découvert le tissu basophile dans l'intime des grosses artères des Mammifères, ce qui m'a fait supposer que le tissu basophile se présente sans doute comme un composant très caractéristique de la paroi des vaisseaux sanguins. Cette supposition expliquait l'apparition du tissu basophile dans la paroi des espaces veineux des poils tactiles.

J'ai eu alors même la possibilité de démontrer la présence du tissu basophile dans la paroi de l'aorte d'un Vertébré aussi primitif que la lamproie d'eau douce (*Lampetra fluviatilis* L.).

Dans les deux coussinets situés dans la paroi de la crosse de l'aorte de l'animal susnommé, découverts par Vialleton (37), j'ai trouvé le tissu basophile doué des mêmes propriétés que dans la paroi des espaces veineux des poils tactiles. Vialleton lui-même a noté la faculté du tissu des coussinets de se prêter avidement à la coloration par l'hématoxyline alumineuse, de même que certaines propriétés de ce tissu, rappelant celles de la substance fondamentale d'un cartilage hyalin typique.

Plus tard j'ai acquis la conviction, le plus souvent à la suite d'observations accidentelles, que le tissu basophile gélatineux se trouve dans la paroi des grosses artères et dans le coeur de tous les Vertébrés que j'ai pu étudier. Les valvules dans la crosse de l'aorte de la grenouille et les valvules semi-lunaires de l'aorte et de l'artère pulmonaire du chat ont été surtout favorables à l'investigation.

J'ai pu y constater la présence d'un tissu basophile, se comportant en présence des réactifs et des couleurs fixatives comme je l'avais déjà observé dans le tissu basophile des poils tactiles.

Indépendamment de mes observations et, selon toute évidence, sans avoir connaissance de mon ouvrage ci-dessus (33) mentionné, E. Björling (2) publia ses recherches sur le tissu basophile trouvé par lui dans la paroi des grosses artères de l'homme.

Ce tissu reçut de l'auteur la dénomination de „mucoïde". D'après ses observations, ce tissu se rencontre dans l'intime et l'enveloppe moyenne des artères. L'auteur affirme catégoriquement qu'un tissu pareil dans la paroi des vaisseaux sanguins n'a été mentionné par aucun auteur avant lui.

Le procédé technique des recherches de Björling diffère considérablement des procédés auxquels j'avais recours pour l'analyse du tissu basophile. L'auteur a fait peu d'attention à l'action de divers réactifs lors de la fixation du tissu et basé ses observations principalement sur l'application du procédé de coloration, par le bleu de méthylène et les couleurs d'aniline alumineuse d'après le procédé d'Unna. Björling a démontré la spécificité de cette coloration dans le cas donné.

Le tissu mucoïde de l'auteur est coloré d'après son procédé, qui est une légère modification de celui d'Unna, en rouge ou rose, tandis que les fibres collagènes restent bleu-clair ou gris bleuâtre. Les couches internes du tissu mucoïde, ainsi colorées, se détachent parfaitement bien au milieu des autres parties composantes de la paroi de l'aorte. A la suite d'une étude plus détaillée, l'auteur acquit la conviction que le tissu mucoïde se compose d'une substance fondamentale, adoptant une teinte rosâtre, et de fibrilles ondulées extrêmement minces, formant une trame excessivement serrée et se colorant en rouge.

Outre cette coloration spécifique du tissu mucoïde, Björling eut recours à d'autres procédés, dont quelques-uns ont été employés aussi par moi pour l'étude du tissu gélatineux basophile. Autant que je puis juger des résultats de ces méthodes, le tissu mucoïde de l'auteur correspond parfaitement au tissu basophile décrit par moi. Il va de soi-même qu'après avoir pris connaissance du travail de Björling, je m'empressai d'appliquer la modification du procédé d'Unna, proposée par lui, aux matériaux que j'avais à ma disposition. La première expérience avec la coloration de la paroi des espaces veineux des poils tactiles d'après le procédé de Björling me fournit des preuves irrécusables de l'identité parfaite entre le tissu basophile et le tissu mucoïde de Björling.

Malgré l'absence de recherches systématiques sur l'effet des liquides fixateurs sur le tissu mucoïde dans l'ouvrage de l'auteur ci-dessus mentionné, je puis affirmer, en me basant sur les peu nombreuses données de l'auteur, que, sous ce rapport aussi, nos observations sont en parfait accord. La différence des dénominations est d'une moindre importance. L'auteur dit que son tissu mucoïde se colore par le muco-carmin, mais que cette propriété est peu constante. D'autres preuves, citées par l'auteur à l'appui de la présence de la mucine dans le tissu étudié par lui, peuvent aussi fournir matière à contestation. Bien autrement importante est l'observation de l'auteur sur le fait que la spécificité de la coloration d'après son procédé disparaît si l'objet a été traité lors de la fixation par de l'alcali faible ou de l'alcool fortement étendu. De tels réactifs

paraissent enlever au tissu la substance déterminant la coloration spécifique.

L'auteur compare un tel phénomène avec la perte de la basophilie, caractéristique pour la substance fondamentale du cartilage hyalin typique, observée par Hansen (7) dans les conditions ci-dessus mentionnées. Björling convient lui-même qu'un phénomène de ce genre ne parle pas en faveur de la présence des mucines dans la substance du tissu découvert par lui; néanmoins il lui conserve sa dénomination, parlant, à la vérité, du tissu mucoïde et non du tissu mucique.

En étudiant les résultats de la coloration au procédé Björling, je vins à la conviction qu'outre la spécificité elle possède encore d'autres qualités. Je ne pus découvrir dans le tissu basophile des poils tactiles sa composition, formée de substance fondamentale et de fibrilles fondamentales (Grundsubstanzfibrillen), qu'en détruisant, à l'aide des réactifs, la substance fondamentale. Le bleu de méthylène, traité par l'aniline alumineuse, colore l'un et l'autre *in situ*. Il faut aussi reconnaître à Björling le mérite d'avoir prouvé la nature spéciale des fibrilles fondamentales, car il a démontré que ces dernières opposent bien moins de résistance à l'action digestive du suc pancréatique que les fibres collagènes. Tout au contraire l'ébullition produit sur elles un effet plus prompt que sur les fibres collagènes. Sauf quelques points dans les recherches de Björling, avec lesquels je ne puis être d'accord, je trouve qu'en général ses données correspondent à la réalité.

Par conséquent je crois superflu de décrire les caractères et la distribution du tissu mucoïde, c'est-à-dire basophile, dans la paroi des artères de l'homme. Je veux seulement noter que le même tissu joue un rôle considérable dans la structure de certaines formations ou du squelette du coeur humain. Mon élève, l'étudiant Zagorovsky, a pris sur lui l'investigation des autres Vertébrés et a obtenu des résultats prêts à être publiés[1]). Nos recherches simultanées étaient complètement achevées quand parut la première partie du grand ouvrage de Favaro (5), qui, en décrivant le développement du coeur des Vertébrés, découvrit dans sa paroi un tissu très caracté-

[1]) L'article de Zagorovsky sera inséré aux présentes *Archives*.

ristique qu'il appelle tissu hématoxylinophile. Me basant sur les propriétés de ce tissu décrites par l'auteur, je viens à la conviction que cette nouvelle dénomination recouvre toujours le même tissu conjonctif basophile gélatineux, quoique Favaro ne donne pas d'analyse histologique détaillée de son tissu hématoxylinophile. D'après les recherches de l'auteur, ce tissu est des plus importants et se trouve être un des composants du squelette cardiaque de tous les représentants des Vertébrés étudiés par lui. Le coeur de l'homme n'a pas été étudié par Favaro (5), mais d'autres données peu coordonnées citées dans l'ouvrage de Tandler (31), on peut conclure que quelques auteurs ont déjà noté dans le coeur de l'homme la présence d'un tissu pareil au tissu mucoïde de Björling et au tissu hématoxylinophile de Favaro.

Les recherches de Zagorovsky et les miennes avaient pour but, non seulement d'étudier la distribution du tissu basophile, mais aussi de confirmer la question de son identité avec le tissu mucoïde de Björling et le tissu hématoxylinophile de Favaro, et d'en faire une analyse histologique détaillée pouvant servir à déterminer sa place au milieu des autres espèces de tissu conjonctif.

Matériaux et procédés de traitement.

Grâce à l'amabilité du recteur de l'Université d'Odessa, M. le professeur D. P. Kichensky, et du prosecteur, M. le baron de Tiesenhausen, que je prie d'agréer l'expression de ma profonde gratitude, je recevais les matériaux nécessaires pour mes travaux, exempts d'altérations pathologiques défavorables, de l'ancien hôpital d'Odessa.

Le coeur d'un suicidé de 30 ans, absolument bien portant, a été surtout favorable à mes recherches. Les figures de la table ci-jointe ont été faites d'après les préparations de ce coeur.

Chaque coeur était avant tout fixé entièrement dans la formatine ou dans un mélange d'alcool et de formaline. Vingt-quatre heures plus tard, de petits fragments de coeur étaient transportés

dans de l'alcool absolu neutre, où ils restaient jusqu'aux traitements ultérieurs. Pour mieux conserver la structure du tissu basophile, il est nécessaire, lors de la fixation, d'employer en général des réactifs neutres ou faiblement acides, et après la fixation, les fragments du coeur ne doivent pas rester longtemps dans la formaline ou l'alcool avec de la formaline. Il ne faut pas non plus garder longtemps avec les bouchons dans de l'alcool étendu les préparations renfermées dans la celloïdine. Autrement l'affinité du tissu conjonctif pour les couleurs fondamentales vient à s'affaiblir.

Pour la coloration des préparations, j'ai répété la série des colorations des coupes en paraffine et celloïdine, auxquelles j'avais eu recours lors de mon étude du tissu dans les parois des espaces veineux des poils tactiles. Telles étaient principalement les combinaisons des couleurs fondamentales avec les acides, dont les meilleurs résultats ont été obtenus par la coloration avec la thionine et l'éosine. Dans ce but je laissais les coupes dans une faible solution de thionine 24 heures durant et, après les avoir plongées dans de l'eau distillée, je les mettais dans du molybdico-ammoniaque à 10—7%. Un quart d'heure plus tard je les lavais soigneusement, un quart d'heure au moins, dans de l'eau distillée, puis les colorais avec de l'éosine dissoute dans l'eau (1%) et les traitais par l'alcool et le xylol.

Une telle coloration rend visible avec assez d'évidence le tissu basophile, même en cas de basophilie affaiblie. Malheureusement elle ne montre pas la structure du tissu lui-même. Je trouve comme auparavant que dans ce but la coloration par l'hématoxyline de Böhmer, et ensuite, par la picro-fuchsine, donne les meilleurs résultats. Si le temps nécessaire pour la coloration est convenablement distribué, on obtient des préparations fort bien différenciées. Il ne faut pour cela qu'une bonne hématoxyline, pas trop vieille, non usagée et on doit pousser la coloration jusqu'au maximum non susceptible d'affecter la transparence. Il faut procéder avec précaution à la coloration par la picro-fuchsine: avec l'aide du microscope et sous contrôle. Mieux vaut employer une solution normale de picro fuchsine (d'après Van Gieson) étendue de quatre parties d'eau. Si toutes les précautions ci-dessus mentionnées sont prises, le

tissu basophile reste lilas, tandis que les fibres collagènes prennent une teinte rouge, et les fibres élastiques une teinte lilas. Si la coloration par la picro-fuchsine a été trop intense, le tissu basophile devient d'un jaune sale. Cette propriété du tissu a été observée par Favaro (5) et Tandler (31) pendant leurs recherches et ils notent que le tissu cardiaque basophile (hématoxylinophile) trouvé par eux se colore en jaune d'après le procédé de Van Gieson. Björling non plus n'a pu obtenir de préparations assez bien différenciées au moyen de cette coloration. Tous ces échecs des auteurs trouvent, d'après mon expérience, leur explication en ce qu'il est nécessaire, pour les matériaux nouveaux, d'éprouver par une série d'expériences préalables les différentes concentrations des solutions de picro-fuchsine, ainsi que de déterminer le temps nécessaire pour la coloration par l'hématoxyline. Mes solutions d'hématoxyline de Böhmer d'une concentration ordinaire exigeaient une demi-heure pour colorer le tissu basophile, dont la coupe gardait une couleur lilas intense, étant ensuite plongée pour une minute dans la picro fuchsine.

J'ai appliqué la méthode d'Unna, modifiée par Björling, sans rien y changer: seulement, en raison des qualités de la solution du bleu de méthylène polychrome que j'avais à ma disposition, je dus y mettre deux fois plus de temps que ne l'indique Björling. Je me suis convaincu que cette coloration ne surpasse aucunement la coloration par l'hématoxyline-picro-fuchsine, sous le point de vue de la spécificité, et comme elle exige absolument des coupes paraffinées, je trouve que, pour la topographie des agglomérations du tissu basophile, le deuxième procédé de coloration est meilleur que le procédé de Björling.

Me proposant de comparer la basophilie du tissu en question avec celle de la substance fondamentale du cartilage, je fis une série de recherches parallèles, concernant ce dernier, ce qui m'obligea d'employer la méthode de fixations et de colorations élaborée par Hansen (7) dans son ouvrage capital sur la structure du cartilage. Entre les méthodes proposées par cet auteur, le procédé de la coloration au moyen du bleu de méthylène et de la picro-fuchsine, en se conformant strictement aux indications de l'auteur, se trouva être

très utile. Ce procédé de coloration rend visible le tissu basophile avec la même précision que la basophilie de la substance fondamentale du cartilage; en même temps les résultats de cette coloration coïncidèrent parfaitement avec ceux de la coloration d'après Björling, par l'hématoxyline-picro-fuchsine. Cependant, par rapport au tissu basophile du coeur, le procédé Hansen le cède aux deux derniers procédés, car il différencie faiblement les noyaux cellulaires. Cette circonstance avait peu d'importance pour Hansen, car il concentrait presque toute son attention sur l'étude de la substance fondamentale du cartilage, mais dans mon cas il était nécessaire d'étudier aussi les cellules avec leurs prolongements dans le tissu basophile du coeur. Cependant je ne puis nommer la coloration de Hansen inutile: au contraire avec son aide il est le plus facile de constater l'identité de principe des rapports du cartilage et du tissu basophile aux liquides fixateurs et aux matières colorantes.

Me basant sur cette ressemblance et sur les résultats des recherches de Hansen, je viens à la conviction que le tissu basophile, de même que la substance fondamentale du cartilage, renferme des combinaisons d'acide chondroïtique sulfurique et que ces combinaisons produisent la basophilie dans les deux cas. Par conséquent je propose, comme je le ferai moi-même dorénavant dans mon ouvrage, d'appeler cette espèce de tissu conjonctif, possédant une substance fondamentale basophile, tissu chondroïde. Ce terme n'est pas nouveau: on peut le rencontrer dans les articles de Studnička et de Schaffer, mais il n'a été jamais formulé avec précision.

Il a sa signification, non seulement sous le rapport microchimique, mais aussi au point de vue morphologique, car, comme nous le verrons plus loin, le tissu chondroïde se rapproche du cartilage et se montre apte à revêtir des formes pareilles à celles qui lui sont propres.

L'application de la coloration par la résorcine-fuchsine et par l'orcéine peut aussi rendre des services, car la coloration par l'hématoxyline et la picro-fuchsine donne le plus souvent des aspects qui ne peuvent être compris qu' à l'aide de la comparaison avec les résultats obtenus par la coloration par les deux substances ci-dessus mentionnées. Il s'est trouvé que

le tissu chondroïde se colore, quoique assez faiblement, par la résorcine-fuchsine et l'orcéine. Des observations plus minutieuses ont fait voir que ce sont les fibres fondamentales qui se colorent principalement, mais que leur coloration n'atteint pas l'intensité de celle des fibres élastiques. Sous ce rapport aussi se montre la ressemblance avec le cartilage, car Ruppricht (20) a eu la possibilité, dans certaines conditions, de colorer par l'orcéine les fibres fondamentales du cartilage hyalin. Zagorovsky obtint aussi la coloration des fibres fondamentales du tissu basophile dans le coeur des Vertébrés inférieurs par de l'orcéine.

En étudiant le tissu basophile du sac fibreux des poils tactiles, j'en suis venu à la conclusion qu'il est nécessaire, pour faire son analyse, de l étudier non seulement comme tel, mais encore dans un état modifié par l'action de différents réactifs. Dans ce but je recommande une faible solution de Flemming. Elle détruit complètement la substance basophile fondamentale, ne laissant que le réseau des fibres fondamentales. En comparant ces résultats avec les résultats obtenus par la coloration par le bleu de méthylène ou l'aniline alumineuse, nous trouvons que le réseau des fibres fondamentales, traité par la solution de Flemming, nous paraît déformé; la dissolution de la substance fondamentale paraît être précédée de son gonflement et de la formation de vacuoles locales. Une vacuolisation partielle a souvent lieu dans la substance fondamentale lors du traitement du coeur par une formaline non entièrement neutre. L'acide chromique et picrique dissolvent par eux-mêmes la substance fondamentale, après quoi il arrive que le squelette formé par les fibres fondamentales se trouve être moins déformé qu'après le traitement par la liqueur de Flemming, mais il acquiert la faculté de se colorer intensivement par la fuchsine et les autres couleurs acides. Par conséquent les fibres fondamentales après une telle coloration se distinguent difficilement des fibres collagènes acidophiles.

L'action des autres réactifs dépend du caractère et de la quantité des acides qui leur servent de composants. L'action des solutions faibles des acides minéraux et de l'acide acétique pur est toujours accompagnée par des altérations considéra-

bles du tissu chondroïde, car les fibres gonflées qui entourent et traversent des îlots du tissu en question, après la dissolution de sa substance fondamentale, enserrent le squelette formé par les fibres fondamentales en le déformant au point de le rendre méconnaissable.

Je trouve fort important pour la comparaison du tissu chondroïde avec le cartilage de traiter le premier par la pepsine et la tripsine, ce qui peut se faire sur de petits morceaux de cœur ou bien sur des coupes paraffinées. A la suite de la résistance considérable opposée par les fibres collagènes et élastiques du coeur à la digestion artificielle, la forme des fragments de tissu qui y sont soumis reste longtemps sans subir aucun changement, et, après le traitement définitif, le tissu chondroïde se distingue facilement sur les coupes, sans doute entièrement modifié, sinon complètement déformé.

Contrairement aux acides, les solutions alcalines ne produisent aucun changement caractéristique du tissu chondroïde et ne font qu'affaiblir à des degrés différents sa basophilie, à la condition qu'on les emploie d'une concentration qui ne produise pas de destruction générale des formations du tissu conjonctif. La série des fixations appliquées par moi et recommandées pour l'éclaircissement de divers détails histologiques, n'a donné aucun résultat définitif par rapport au tissu chondroïde (coloration par le procédé de Bielchovsky, etc.), de même que l'application des colorations intra vitam.

Topographie du tissu chondroïde dans le cœur de l'homme.

Le tissu chondroïde se rencontre, selon mes observations, sous la forme de couches intercalées peu considérables dans le myocarde et l'endocarde de toutes les sections du cœur d'un homme adulte. Des quantités considérables de ce tissu avec des rapports topographiques réguliers et constants se trouvent dans la formation du tissu conjonctif connue sous la dénomination de squelette cardiaque (Tandler, 31) et dans les valvules.

Dans le myocarde les couches du tissu chondroïde se voient ça et là au milieu des fibres musculaires sans rapport régulier avec les couches de ces dernières. Là où nous avons des coupes de fibres longitudinales, les couches du tissu chondroïde apparaissent comme des fibres collagènes, situées entre elles, mais la coloration par la thionine ou l'hématoxyline avec la picro-fuchsine rend aussitôt visible la nature spéciale de ces couches. Les cellules qu'elles renferment ne se distinguent en rien des autres fibroblastes du tissu conjonctif intermusculaire. Il est à noter que la basophilie des couches chondroïdes n'est pas toujours bien visible et que leur coloration par les procédés en question ne donne pas de préparations si nettement différenciées que dans les cas plus typiques. Néanmoins les couches chondroïdes se distinguent fort bien par leur rapport aux colorations des fibres.

Elles accompagnent fréquemment les petites ramifications artérielles.

Dans l'endocarde, la basophilie du tissu conjonctif se fait voir par places assez nettement. Le tissu chondroïde y forme de petits foyers, qui, dans leur coupe transversale, présentent la forme d'une lentille; ils se rencontrent le plus souvent dans la membrana propria de l'endocarde. En certains endroits, ils forment des coussinets endocardiaux peu élevés, se portant dans la cavité du coeur. Des coussinets de ce genre se rencontrent assez régulièrement dans l'endocarde des ventricules dans la région des anneaux fibreux du coeur. Se prolongeant jusque dans le tissu des anneaux mêmes, des agglomérations de tissu chondroïde entrent en contact avec le même tissu des valvules atrioventriculaires.

Chordae tendineae se composent, d'après les idées courantes, d'une corde tendineuse axiale et d'une tunique endocardiale. Cette dernière, d'après mes observations, ne renferme pas de tissu chondroïde, et il ne s'en trouve pas non plus dans sa corde axiale. La particularité caractéristique de la tunique endocardiale est sa richesse en fibres élastiques. On observe la même structure dans la région des valvules atrioventriculaires, qui forment le prolongement immédiat chordae tendinae et consistent en fibres de ces derniers, qui divergent en éventail. Mais à mesure que la valvule acquiert sa structure propre en

se libérant de l'influence chordae tendinae, le tissu chondroïde joue un plus grand rôle dans la structure de ses couches. Ce tissu est situé dans la couche moyenne de la valvule (fig. 1), mais la tunique endocardiale de la valvule présente aussi des agglomérations de tissu chondroïde qui se forment de préférence aux endroits où les faisceaux des fibres collagènes s'entrecroisent. Là le tissu chondroïde forme des tubercules ayant la forme de nodosités ou de coussinets. A la même catégorie des formations se rapportent, d'après mes observations, les nodosités qui se rencontrent quelquefois près du bord libre de la valvule et qui sont connues sous la dénomination de noduli Albini.

Comme je l'ai dit plus haut, les agglomérations du tissu chondroïde se rencontrent en général dans l'endocarde de la valvule, sur ses faces externe et interne. Elles peuvent occuper toute l'épaisseur de l'endocarde jusqu'à l'endothélium. On peut les observer le plus souvent sur la face interne de la valvule, par conséquent du côté tourné vers l'oreillette. Par places il est difficile de décider si c'est l'endocarde lui-même qui s'est transformé en tissu chondroïde ou bien s'il a disparu tout entier, excepté la couche d'endothélium, et si la couche chondroïde moyenne s'est agrandie à ses dépens jusqu'à l'endothélium, car la délimitation de l'endocarde et de la couche moyenne est masquée par la structure identique du tissu chondroïde des deux couches, ce qui se fait surtout sentir dans les nodosités sur le bord libre de la valvule. Dans la couche moyenne de la valvule, le tissu chondroïde forme des couches intercalées qui, dans ses coupes transversales, apparaissent comme des faisceaux aux bords irréguliers, à travers lesquels des fibres collagènes pénètrent en sens divers. Cependant la quantité de ces dernières n'est pas assez grande pour expliquer la définition courante de la couche comme lamina fibrosa (Mittelschicht de Beitzke, Grundstock de Königer); selon moi on ne peut pas considérer la couche moyenne comme un prolongement immédiat des cordes tendineuses axiales chordae tendineae.

Des faisceaux de fibres de ces dernières parcourent d'abord la face externe de la valvule tournée vers la cavité ventriculaire, gardant leur tunique endocardiale. Seuls quelques

faisceaux pénétrent (fig. 1) dans la couche moyenne, mais là ils ne composent pas la substance principale de la couche et se distinguent aisément du tissu chondroïde.

Grâce à la distribution du tissu chondroïde indiquée par moi, la couche moyenne de la valvule atrioventriculaire, dans les préparations colorées par l'hématoxyline et la picro-fuchsine, apparaît lilas avec des nuances d'intensités diverses, et non pas rouge vif, comme le prétend Tandler (31). Elle se colore en rouge et en rose, d'après le procédé d'Unna, à la différence des fibres collagènes des couches d'endocarde, qui gardent une couleur bleue. La couche moyenne étant principalement formée de tissu chondroïde, je propose de la nommer plaque chondroïde de la valvule atrioventriculaire. Outre le tissu chondroïde et les fibres collagènes, on trouve dans la plaque chondroïde des fibres élastiques, peu nombreuses.

Les cellules du tissu chondroïde dans la plaque chondroïde et son endocarde se distinguent fort peu des fibroblastes ordinaires, et, là seulement où se trouvent des agglomérations considérables de tissu avec une basophilie nettement prononcée, les cellules prennent une forme plus ou moins arrondie et acquièrent une ressemblance avec des cellules cartilagineuses.

Ce n'est que par places que la différence des capsules démontre la présence du tissu chondroïde et non du cartilage. Les fibres qui traversent des espaces de ce genre du tissu chondroïde, sont peu sensibles aux couleurs acides, étant, pour ainsi dire, imprégnées de tissu chondroïde. On peut voir un tissu chondroïde de ce genre dans les nodosités endocardiales de la valvule. La plaque chondroïde ne présente pas de formation compacte, étant traversée par de gros faisceaux de fibres collagènes, formant des ponts qui relient les deux plaques endocardiales. La basophilie ne se fait pas voir à un même degré dans toute l'épaisseur de la plaque. Dans la région superficielle de la plaque, elle s'affaiblit par endroits au point qu'il est difficile d'indiquer la limite entre la plaque et la tunique épicardiale avec la même précision qu'on le fait aux endroits où l'agglomération du tissu chondroïde de l'endocarde entre en contact avec la plaque chondroïde. Dans la base de la valvule, adhérente aux anneaux fibreux, le tissu chondroïde pénètre dans le tissu de ces derniers, où il se présente sous

l'aspect de minces couches entre les faisceaux des fibres collagènes des anneaux.

D'après mes observations ci-dessus mentionnées, la structure fine des valvules atrioventriculaires peut être caractérisée de la manière suivante.

Sous l'endothélium de la face de la valvule tournée vers le vestibule se trouve lamina propria de l'endocarde qui, dans la région proche du bord libre de la valvule, est en contact immédiat avec l'endothélium. Dans la moitié supérieure de la valvule, elle est séparée de l'endothélium par une couche spéciale sous-endothéliale. Cette dernière consiste en tissu chondroïde, qui s'unit par places avec le même tissu de la plaque moyenne chondroïde. Lamina propria renferme un réseau serré de fibres élastiques qui lui prêtent une nuance jaune après la coloration par l'hématoxyline et la picro-fuchsine. Les nodosités et les coussinets près du bord libre de la valvule sont, vraisemblablement, des produits de la couche sous-endothéliale.

Puis vient la plaque chondroïde; j'ai indiqué plus haut les traits principaux de sa structure. Il me reste à dire que l'épaisseur de la plaque est fort variée.

L'aspect de l'endocarde de la face de la valvule tournée vers la cavité du ventricule est varié au plus haut point, car il se trouve sous l'influence des fibres chordae tendinae qui s'y étendent. Dans les places de l'endocarde qui se trouvent déjà hors de la région de la distribution des fibres en question, on voit la même structure que dans l'autre couche de l'endocarde, mais on y rencontre moins de fibres élastiques. La couche sous-endothéliale consiste aussi en tissu chondroïde.

Il faut noter aussi que les limites entre les couches ne s'aperçoivent pas toujours avec une netteté suffisante, d'autant plus que l'épaisseur de toutes les couches est fort peu constante. Comme les faisceaux des fibres collagènes passent d'une couche dans l'autre, les agglomérations du tissu chondroïde masquent souvent la délimitation des couches. Dans la région du croisement des fibres chordae tendinae sur la face ventriculaire de la valvule, les limites des couches sont le plus difficile à distinguer, car ici le tissu chondroïde qui remplit les nodosités ci-dessus peut occuper toutes les trois couches.

Il y a en outre des sections de la plaque chondroïde où le tissu chondroïde de cette dernière est éliminé par des groupes de fibres collagènes, passant parallèlement au bord adhérent de la valvule. De tels endroits sont peu nombreux et il n'atténuent en aucune manière l'importance du tissu chondroïde, cet élément le plus typique de la plaque chondroïde. Je n'ai remarqué aucune différence notable dans la structure valvula mitralis et tricuspidalis. De même leur structure diffère peu chez les jeunes et les vieux sujets. Ce n'est que dans un cas, chez un vieillard, que la basophilie du tissu chondroïde était très prononcée, ce qu'il faut attribuer à quelques propriétés individuelles ou bien à une altération pathologique.

Le tissu chondroïde se trouve encore, selon mes observations, dans les valvules semi-lunaires de l'aorte ef de l'artère pulmonaire. Là aussi il est situé dans la couche de la valvule, connue sous le nom de couche moyenne. Le caractère chondroïde de cette couche est le plus nettement prononcé dans la base adhérente de la valvule et la région de la nodule d'Arantius (fig. 2). Favaro (5) dans son ouvrage, démontre que les valvules semi-lunaires renferment deux couches. Moi, d'accord avec les autres auteurs, contrairement à l'affirmation de Favaro, j'y distingue trois couches.

La couche externe, tournée vers la paroi de l'aorte, est couverte de gros plis transversaux, qui persistent même dans les cas où l'on distend la valvule avant fixation à l'aide d'un morceau de coton, mis dans sa poche. Cette couche se distingue par son épaisseur, égale à celle des deux autres couches, et est formée par des gros faisceaux de fibres collagènes d'une structure fort dense. Ils se colorent difficilement par la fuchsine en l'espace de temps nécessaire pour la différenciation du tissu chondroïde pendant sa coloration par l'hématoxyline et la picro-fuchsine, gardant une teinte jaunâtre dans les préparations. Dans la couche profonde de la masse fibreuse, ses faisceaux se gonflent, deviennent flasques et par places entre eux apparaît le tissu chondroïde avec une faible basophilie. Dans le nodule d'Arantius, le tissu chondroïde apparaît aussi dans ses couches superficielles, par places même immédiatement sous l'endothélium. Les fibres élastiques sont disséminées dans

la couche extérieure de la valvule semi-lunaire en assez petit nombre.

La plaque chondroïde de la valvule semi-lunaire est limitée sur la coupe transversale de cette dernière par un contour qui correspond à la configuration de la valvule elle-même. La face externe de la plaque est munie d'arêtes transversales, pénétrant dans les bourrelets de la couche extérieure; la face interne reste lisse. Au milieu du tissu chondroïde de la plaque chondroïde s'étendent des fibres collagènes nettement acidophiles, dont les faisceaux fendent le tissu en couches séparées. Dans la base adhérente de la valvule se trouve une agglomération considérable de tissu chondroïde, qui, sur la coupe transversale de la valvule, forme la large base de ce dernier qui se prolonge jusqu'à la formation connue sous le nom d'anneau aortal (Aortenring). La base chondroïde se distingue par sa constance et ses dimensions, surtout aux extrémités supérieures de la ligne d'adhérence de la valvule, c'est-à-dire dans les régions des nodosités intervalvulaires [noduli intervalvulares, (Oehl); 5]. Les nodosités mêmes renferment des agglomérations considérables de tissu chondroïde, le plus souvent sous la forme de couches intercalées entre les faisceaux des fibres collagènes.

Dans la région moyenne et les alvéoles de la valvule semi-lunaire, la plaque chondroïde se réduit ou disparaît tout à fait, ce qui amène, on le comprend, la disparition de toute la couche moyenne en général. Dans le nodule d'Arantius et au-dessous d'elle, le tissu chondroïde atteint une différenciation considérable, formant un renflement en forme de lentille qui correspond à la forme de la nodosité. Il se distingue ici par une très grande basophilie, la densité de sa structure, et, par endroits, se rapproche du cartilage par son aspect. Les fibres collagènes qui traversent le tissu chondroïde dans le nodule d'Arantius, se colorent faiblement par la fuchsine, à la suite de quoi toute l'agglomération de la couche moyenne de la nodosité possède ordinairement une coloration presque uniforme.

La face interne lisse tournée vers l'axe de l'aorte contient de nombreuses fibres élastiques; se basant sur leur distribution, Mönkeberg (15) proposa de diviser la couche intérieure en trois couches secondaires, se distinguant encore par la direc-

tion des fibres collagènes y situées. Je ne vois pas la nécessité d'une telle subdivision, car la direction des fibres collagènes dans les couches secondaires indiquées par l'auteur, est loin d'être constante. Je trouve, en outre, des couches de tissu chondroïde à diverses profondeurs de la couche, surtout dans le nodule d'Arantius. Tout cela se présente comme une formation entière, non divisée en couches secondaires. En comparant la structure des valvules semi-lunaires, observée par moi, avec celle des valvules atrioventriculaires, je les trouve identiques en principe. Les couches externe et interne des premières semblent correspondre à la-mina propria des secondes.

Mais dans les valvules semi-lunaires on trouve rarement une couche chondroïde sous-endothéliale: en revanche, la couche moyenne, la plaque chondroïde, y est plus nettement différenciée. Par rapport à son épaisseur relative, la plaque chondroïde de la valvule semi-lunaire est moindre que celle de la plaque atrioventriculaire.

Comme suite de l'absence de l'influence de chordae tendinae, les couches externe et interne de la valvule semi-lunaire possèdent une structure plus constante que lamina propria de l'endocarde des valvules atrioventriculaires, et, spécialement, la couche interne de la première a plus de ressemblance avec l'endocarde typique que la tunique endocardiale de la deuxième.

Enfin des foyers de tissu chondroïde sont situés, d'après mes observations, dans les triangles fibreux (trigona fibrosa) du cœur, où ils sont formés de couches intercalées isolées (fig. 3). Le tissu chondroïde là aussi apparaît comme le composant principal des triangles. Les agglomérations n'ont pas l'aspect de foyers arrondis comme dans les valvules atrioventriculaires, mais présentent (en coupe transversale) des formations triangulaires, formées par les couches isolées, séparées par d'étroits faisceaux de fibres collagènes. Il y a peu de fibres élastiques dans de tels foyers chondroïdes. Nous voyons ainsi que le tissu chondroïde forme l'élément principal de la structure des triangles fibreux. Une analyse détaillée démontre que, dans toutes les régions mentionnées, le tissu chondroïde se distingue par les mêmes propriétés notées par moi

dans mon introduction. Il suffit de colorer les matières, préalablement fixées par l'alcool avec de la formaline, d'après le procédé d'Unna—Björling pour obtenir un réseau extrêmement serré de fibres fondamentales du tissu chondroïde dans la substance fondamentale, faiblement colorée. Les intercalations du tissu chondroïde, situées entre les faisceaux des fibres collagènes, acquièrent alors une pleine ressemblance avec ces intercalations mucoïdes que Björling avait représentées dans la paroi des artères. Les cellules qui accompagnent les intercalations minces du tissu chondroïde ne se distinguent en rien des fibroblastes des régions voisines.

Le fait, que le tissu chondroïde dans le coeur occupe des points les plus sujets aux ruptures, doit attirer notre attention. Les valvules atrioventriculaires et semi-lunaires et les triangles fibreux sont de ce nombre. Vraisemblablement le tissu chondroïde possède une élasticité considérable et, remplaçant le cartilage et l'os, donne au squelette cardiaque de l'homme la force de résistance nécessaire par rapport aux influences mécaniques. Il est difficile de déterminer dans le coeur les propriétés mécaniques du tissu chondroïde, recouvert de tous côtés par des couches denses de fibres collagènes. Dans les espaces veineux des papilles tactiles, le tissu chondroïde est plus à la portée d'une influence mécanique immédiate et j'ai pu constater sa faible élasticité, sa compressibilité et sa plasticité. Il est plus mou, plus plastique que le cartilage et convient on ne peut mieux à la subtile mécanique du coeur.

En formant des couches intercalées entre les faisceaux des fibres d'un caractère tendineux, le tissu chondroïde prête à ces dernières une grande mobilité, en atténuant leur frottement mutuel. En même temps, en comblant les interstices du tissu, le tissu chondroïde donne aux valvules les propriétés d'une étoffe gommée, écartant le danger d'une pénétration des parcelles du sérum au travers des interstices intracellulaires et ceux du tissu des valvules. Il faut rappeler que, dans les stades primitifs de leur développement, les valvules ont l'aspect de coussinets, remplis de tissu chondroïde (Favaro, 5). D'après mes observations, ce dernier se distingue encore par une faible basophilie, mais possède déjà, dans ses traits généraux, la structure du tissu chondroïde de l'adulte. Evidemment les par-

ticularités du tissu chondroïde, avantageuses sous le rapport de la mécanique et grâce auxquelles il se développe dès l'apparition des valvules comme leur composant le plus caractéristique, se conservent et se trouvent être nécessaires dans la fine mécanique de l'activité du coeur de l'homme adulte. Des données d'anatomie comparée démontrent que le tissu chondroïde peut, vraisemblablement, se transformer en formations cartilagineuses et osseuses à la suite d'exigences spéciales que l'organisme pose au mécanisme du coeur. La plasticité, la viscosité et la compressibilité sont, selon toute probabilité, les propriétés principales du tissu chondroïde qui déterminent sa participation à la structure du squelette cardiaque et des parois des artères. L'apparition dudit tissu ne semble pas pouvoir être mise en dépendance de la rapidité de la circulation du sang, mais seulement de sa pression, car il se rencontre dans les parois des sinus veineux des poils tactiles où la circulation du sang se ralentit, tandis que les parois des sinus doivent subir la pression, transmise par le sang, de la racine du poil lors de son contact avec d'autres objets.

Conclusion.

Dans mon étude sur le tissu basophile dans les parois des espaces veineux des poils tactiles des Mammifères (33), je n'ai pu qu'effleurer la question du rapport entre ce tissu et d'autres espèces plus connues du tissu conjonctif. J'étudiais alors le tissu basophile dans un cas trop spécial et je ne prévoyais pas encore la nécessité d'examiner la question sous des points de vue généraux. Actuellement on peut déjà supposer que le tissu basophile participe largement à la formation de l'organisme des Vertébrés. Voilà pourquoi maintenant, pour pouvoir orienter avec justesse mes études à venir sur le tissu chondroïde, il faut examiner d'une manière plus détaillée sa caractéristique histologique.

Quoique le tissu conjonctif basophile soit connu depuis longtemps, il a été encore fort peu étudié. Or sa connaissance est nécessaire, autrement l'étude de diverses formations de tissu conjonctif ferait fausse route. Je puis en donner un exemple.

En même temps que mon étude sur le tissu basophile des poils tactiles, fit son apparition le travail de Schaffer (25), concernant quelques sortes du tissu conjonctif vésiculeux, dont le rôle a été, ces dernier temps, étudié par cet auteur. Il étudia entre autres le tissu du coussinet semi-lunaire (Ringwulst) des poils tactiles. En se guidant par les indications de Renaut (18) sur les cellules vésiculaires qui se trouvent dans cette formation, l'auteur a étudié en détail le tissu du coussinet et le rapporte aux formes atypiques du tissu vésiculeux.

Cependant, en suivant le développement de cette question chez Schaffer, il est facile de se convaincre que l'inclusion du tissu basophile du coussinet dans la série les tissus vésiculeux est tout artificielle. Dans sa description de la structure du coussinet, Schaffer observe qu'il consiste en une agglomération dense de noyaux ronds et de fibres fort brillantes. Autour des noyaux on ne voit nulle trace de protoplasma délimité, ce qui fait penser à l'auteur que les noyaux et les fibres sont situés dans le syncytium. Les fibres limitent les espaces étroits et clairs qui entourent immédiatement les noyaux; probablement ces espaces correspondent aux territoires cellulaires. Les fibres dans les préparations traitées par l'acide osmique ne font pas l'effet de fibres collagènes, quoiqu'elles se ramollissent dans l'acide acétique. „Le tout, dit l'auteur, présente à première vue un aspect rappelant jusqu'à un certain point les cellules vésiculeuses dans le cartilage sésamoïde du tendon d'Achille chez la grenouille".

En même temps, l'auteur donne la description d'un tissu chondroïde fortement basophile qui se trouve dans un corps gélatineux, situé dans l'espace veineux du poil tactile du rat. Il a, au dire de l'auteur, l'aspect d'une muqueuse.

D'après mes recherches, la structure du coussinet s'explique d'une manière toute naturelle. Je trouve que l'acide osmique ne convient aucunement à l'étude du tissu chondroïde. Il provoque la vacuolisation et la dissolution de la substance fondamentale du tissu basophile, à la suite de quoi des espaces clairs se forment autour des noyaux et des cellules ratatinées. Schaffer ne fit pas attention à l'action différente de l'acide osmique et de l'alcool sur le tissu basophile, quoiqu'il n'ait pu observer la basophilie du corps gélatineux dans la partie

inférieure de la racine du poil que dans les matériaux fixés par l'alcool (ou le sublimé).

Dans le coussinet semi-lunaire du poil d'un rat brun (33), je trouvai en effet une réduction réellement considérable de la substance basophile fondamentale, comparativement aux fibres qui s'y trouvaient, et que je considère, m'appuyant sur leur rapport aux réactifs et aux couleurs, comme infailliblement collagènes. Dans tous les cas, il n'y a pas de syncytium, il n'y a que des cellules rondes, renfermées dans la substance basophile. On peut l'observer bien mieux dans le coussinet semi-lunaire du poil tactile d'un chat, où la basophilie du tissu chondroïde du coussinet est plus tranchée que chez le rat. Les cellules du coussinet chez le chat sont fusiformes, contrairement à celles du rat, mais ses noyaux sont ronds. Les limites des cellules et du tissu chondroïde dans le coussinet ne sont pas nettement visibles, car le protoplasma des cellules est basophile. Dans le tissu, encore plus basophile, de la paroi interne du sinus veineux du poil tactile du chat, les limites entre les cellules s'observent bien mieux. Vérifiant actuellement ces observations par des recherches sur les poils tactiles d'une souris blanche, j'y trouve en effet une assez grande élimination de la substance chondroïde par les fibres et un affaiblissement de sa basophilie.

Néanmoins chez cet animal le tissu du coussinet peut aussi être défini comme un tissu chondroïde.

Ce n'est pas seulement dans ce cas spécial que la notion de tissu chondroïde rend service en expliquant la nature des formations, qu'on aurait dû considérer autrement comme atypiques, mais elle est aussi nécessaire pour la plénitude de la caractéristique du tissu conjonctif. J'ai indiqué plus haut (33) que la notion de tissu conjonctif s'accorde avec la définition du tissu conjonctif donnée par Korff, contrairement à la nomenclature des éléments composants du tissu conjonctif, élaborée par Waldeyer.

La cause en est que Korff (12) ne trouve pas possible d'adopter l'idée de Waldeyer sur la substance fondamentale du tissu conjonctif dans la pleine acception du mot. Pour désigner la substance fondamentale du tissu embryonnaire, on a besoin d'un terme autre que celui qu'on emploie pour

la substance intracellulaire d'un tissu conjonctif parfaitement différencié. Autrement il y aurait une allusion à l'homologie de pareilles formations qui n'existe pas en réalité.

Je puis ajouter aux observations de Korff que Schaffer (23) blâme aussi la tendance de Waldeyer à exclure de la nomenclature histologique la dénomination de substance „cimentante" (Kittsubstanz) du tissu conjonctif. Il observe que la substance fondamentale des formations du tissu conjonctif peut renfermer des fibres fondamentales et qu'un terme spécial est nécessaire pour la substance qui masque les fibres et se présente comme une substance homogène et amorphe. C'est bien précisément cette substance homogène qu'il faut nommer, pour la distinguer des fibres fondamentales, substance cimentante.

Elle peut avoir une grande importance dans certaines espèces du tissu conjonctif, comme par exemple dans l'os, où, acquérant la basophilie, elle accumule les sels de calcium, et dans le cartilage, où existe aussi sa basophilie et où peuvent aussi apparaître des accumulations de sels de calcium.

Plusieurs substances macérantes, appliquées dans la technique au tissu conjonctif comme l'eau de baryte, le kalium hypermanganicum, la solution de 10% de sel ordinaire, ont pour but de dissoudre la substance cimentante. Korff, dans ses répliques à Waldeyer, s'appuie sur les mêmes motifs, que nous n'avons pas besoin d'examiner, vu que j'ai établi déjà leur rapport avec mes recherches sur le tissu chondroïde des poils tactiles. Je suis convaincu que les répliques mentionnées de Schaffer et de Korff ne sont pas des discussions sur les mots, car sous la notion de la substance cimentante ou, pour mieux dire constituante, il est très difficile de démontrer la parenté du cartilage et de l'os avec le tissu conjonctif typique, même en laissant de côté leur commune origine mésodermique. Cette notion en est d'autant plus importante pour déterminer les rapports du tissu chondroïde avec les autres espèces du tissu conjonctif. Il est douteux que jusqu'à présent quelqu'un ait supposé que la substance mentionnée pût remplir un rôle indépendant. Et cependant l'acquisition de la basophilie par le tissu chondroïde rend cette substance un élément caractéristique de ce tissu.

On se fait ordinairement une idée de la substance fondamentale ou constituante d'après les propriétés qu'elle possède comme cartilage. Voilà pourquoi il faut avant tout comparer le tissu chondroïde avec le cartilage.

Dans ce but il suffit de s'en rapporter aux recherches, qui n'ont pas été surpassées comme technique, de Hansen (7). Tout en admettant les arguments de Schaffer en faveur de l'emploi d'un terme pour nommer la substance constituante, je pense qu'on peut aussi employer le terme de substance fondamentale, si l'on s'entend pour ne désigner par ce terme qu'une substance homogène, masquant les fibres fondamentales et en différant.

En décrivant le tissu conjonctif embryonnaire, il faut parler aussi de la substance fondamentale embryonnaire.

D'après les recherches de Hansen (7), la substance fondamentale du cartilage hyalin consiste principalement en fibres collagènes, incluses dans un mélange de diverses substances albumineuses qui renferme de l'acide chondroïtique sulfurique. Cet acide y figure sous la forme de substances chondromucoïdes qui peuvent plus ou moins masquer les fibres collagènes, mais, si on éloigne soigneusement l'acide, le cartilage perd sa basophilie.

Si on colore un pareil cartilage d'après le procédé qui y convient, les fibres fondamentales du cartilage se colorent toutes comme des fibres collagènes et même le reste de la substance homogène „cimentante" prend la teinte des fibres. Ces dernières se colorent cependant plus intensivement que la substance homogène fondamentale et se distinguent facilement sur la préparation.

Les résultats des recherches de Hansen, cités par moi ici, correspondent jusque dans les moindres détails aux particularités du tissu chondroïde observées par moi. Les substances macérantes employées par Hansen conviennent aussi à la macération du tissu chondroïde. D'après les recherches antérieures dudit auteur, la substance fondamentale du cartilage se désorganise déjà sous l'action des acides chromique à 1% et formique à 5%, et de la digestion au moyen de la tripsine. Dans mes expériences, ces mêmes réactifs détruisaient la substance fondamentale, ne laissant que ses fibres.

Certainement la basophilie caractéristique pour le tissu chondroïde disparaissait. Il est connu que l'acide chondroïtique-sulfurique libre dépose bien dans l'alcool, ce qui explique le fait que l'alcool fort (non inférieur à 70%), d'après mes observations, est le meilleur fixateur du tissu chondroïde, meilleur au moins que la formaline et le sublimé. Hansen a remarqué que, dans les parties du cartilage où la quantité de la substance fondamentale surpasse celle des fibres y incluses, la quantité d'acide chondroïtique-sulfurique est plus élevée et la basophilie du cartilage est nettement tranchée. Dans le cas contraire, la substance fondamentale qui masque les fibres fondamentales fait preuve d'une basophilie affaiblie. J'ai trouvé que dans les couches du tissu chondroïde dans les parois de l'aorte et de l'artère pulmonaire, de même que dans la paroi cardiaque elle-même où se rencontrent de minces intercalations de tissu chondroïde, la coloration par les couleurs basiques n'atteint jamais l'intensité qu'on remarque dans des agglomérations de tissu plus considérables dans les valvules atrioventriculaires et dans la base des valvules semi-lunaires. La coloration d'après le procédé d'Unna nous démontre que dans ces derniers lieux il se trouve peu de fibres fondamentales.

Quelquefois la coloration basophile peut ici concourir en intensité avec celle du cartilage hyalin.

Une autre série de propriétés, rappelant la substance fondamentale du cartilage, a été observée par moi dans le tissu chondroïde. Hansen a eu la possibilité, en employant une méthode spécialement élaborée par lui, de prouver que dans les fibres fondamentales masquées du cartilage on peut distinguer différents rapports entre la substance des fibres et l'acide chondroïtique-sulfurique ou les chondromucoïdes qui la renferment.

Il y a des cas où la nature collagène des fibres fondamentales, supposée par l'auteur, est reléguée au second plan, et néanmoins ces dernières peuvent renfermer des chondromucoïdes d'une façon qui ne permet aucun résultat positif lors de la coloration du tissu par les couleurs fondamentales. Il est nécessaire d'avoir recours à l'action des substances macérantes faibles qui puissent dans les premiers instants

de leur action délivrer les chondromucoïdes et, par conséquent, faire apparaître une basophilie évidente. J'observe le même phénomène dans le tissu chondroïde. L'acide acétique faible, dans les débuts de son action sur ce tissu, provoque l'accroissement de la basophilie, et, après un bref traitement par cet acide, le tissu chondroïde dans les valvules du coeur, n'ayant pas encore eu le temps de se dissoudre et resté au milieu des faisceaux collagènes, fait preuve d'une affinité encore plus forte pour les couleurs basiques que dans son état normal, c'est-à dire après sa fixation par l'alcool. Des essais de fixation par la formaline, épurée d'acide formique à différents degrés, m'ont donné la conviction que la vacuolisation du tissu chondroïde, observée parfois après l'alcool avec la formaline, doit être expliquée par l'acidité de la formaline employée; avec cela ces préparations conservent parfaitement bien leur basophilie, ce qui de nouveau trouve son explication dans l'influence des restes d'acide dans la formaline. A la suite de cette série d'expériences, faites avec le coeur d'un chat, j'ai fixé des coeurs humains, d'abord dans de la formaline ou dans de l'alcool avec de la formaline.

Vu le rapport exactement pareil du tissu chondroïde du coeur et de la substance fondamentale du cartilage aux réactifs de différentes natures, je ne vois pas d'obstacles à la propagation des théories de Hansen sur la nature de la basophilie du cartilage et sur le tissu chondroïde. La basophilie et les autres propriétés de ce dernier peuvent être expliquées par la présence des chondromucoïdes qui délivrent l'acide chondroïtique-sulfurique, lors de son traitement par l'alcool, la formaline et le sublimé. J'ai en vue par cette supposition d'indiquer pour les recherches postérieures, surtout les recherches anatomo-pathologiques, sur le coeur et les parois des vaisseaux, une orientation qui promette des succès notables.

Quoique la substance fondamentale basophile soit suffisamment isolée des fibres collagènes et élastiques qui traversent ses agglomérations, je trouve juste d'appeler „tissu chondroïde" tout l'ensemble des éléments du tissu mentionnés. En déterminant plus haut le tissu chondroïde, je n'avais certainement en vue que sa substance basophile, mais, en parlant du tissu chondroïde comme d'un composant anatomique de la valvule,

il faut avoir en vue toutes les particularités mécaniques de ce tissu qui ne dépendent qu'en partie de la substance basophile fondamentale et se déterminent encore par la présence des faisceaux collagènes et quelquefois des fibres élastiques. Le nom de „vésiculo-fibro-élastique" donné par Retterer au tissu chondroïde serait parfaitement juste si la première partie de la dénomination était plus exacte. La présence simultanée des fibres élastiques et collagènes dans le tissu chondroïde détermine le mieux la différence de rapport mécanique entre ce tissu et ce cartilage. Dans ce dernier, nous ne rencontrons jamais simultanément des fibres collagènes et élastiques. Si l'on y ajoute l'absence de capsules dans les cellules du tissu chondroïde et la dissolution de sa substance fondamentale constituante dans les acides, on aura formulé toutes les différences entre les tissus en question.

Hansen tient les fibres fondamentales du cartilage pour collagènes, ce qui n'est pas applicable aux fibres du tissu chondroïde. Cependant, en lisant attentivement le mémoire de Hansen (7), j'y puisai la conviction que l'auteur nomme collagènes les fibres fondamentales exclusivement au point de vue de leur propriété de se colorer par les couleurs acides après l'élimination des chondromucoïdes. L'auteur paraît donc sentir lui-même que ses théories n'étaient pas assez solidement fondées, et il ajoute que les fibres collagènes peuvent être de différentes espèces et ne fournissent pas toutes nécessairement la gélatine.

Les recherches de Björling et les miennes parlent en faveur d'une nature spéciale des fibres fondamentales, se distinguant de celle des fibres collagènes. Même, lors de la coloration par la fuchsine, elles diffèrent par la nuance. Voilà pourquoi je tiens la question de la nature des fibres fondamentales pour ouverte et je ne pense pas que les idées de Hansen sur ce point réfutent la ressemblance de principe entre le cartilage et le tissu chondroïde. La distribution des fibres fondamentales dans le tissu chondroïde se distingue un peu de celle des fibres fondamentales du cartilage, mais cela a peu d'importance, car Zagorovsky a découvert une diversité considérable de leur distribution dans le tissu chondroïde du coeur chez différents animaux.

Les fibres acidophiles non masquées du tissu chondroïde ne doivent pas être confondues avec celles du cartilage.

Dans le premier cas, elles se présentent, d'après mes observations, sans aucune modification sous la forme de fibres collagènes ordinaires qui sont disposées par faisceaux et accompagnées de fibroblastes typiques. Très souvent elles revêtent, après la coloration d'après le procédé de van Gieson, une couleur rouge, encore plus intense que les faisceaux de fibres disposés d'une manière serrée dans le tissu environnant. Les fibres non masquées dans le cartilage, d'après les données de Hansen, doivent être considérées comme éléments spéciaux du cartilage.

Les propriétés du tissu chondroïde l'ont fait plusieurs fois rapporter aux cartilages, et la question de savoir s'il ne doit pas être considéré comme forme atypique du cartilage, et non comme tissu fibreux modifié, reste ouverte.

Pour apprécier avec justesse cette supposition, il est nécessaire de faire attention aux nombreuses variations du tissu chondroïde qui se rencontrent dans les valvules cardiaques de différents Mammifères. Les faits décrits par Zagorovsky donnent des matériaux suffisants sous ce rapport. Zagorovsky réussit à démontrer que dans tous les cas où les investigateurs ont constaté la présence de tissus hématoxylinophile (Favaro), vésiculeux (Greil, 6) ou d'autres tissus peu ordinaires, servant de composants aux valvules cardiaques, on n'avait affaire, au fond, qu'au tissu chondroïde.

Seule cette circonstance parle en faveur du rôle indépendant de ce dernier, mais la possibilité de l'apparition du cartilage et de l'os sur sa base dans la paroi cardiaque, le font caractériser sous un point de vue plus large.

Les théories de Schaffer sur le tissu vésiculeux, auquel lui et ses adeptes ont rapporté certaines formations chondroïdes, mériteraient l'attention par cela seul, qu'ainsi l'auteur réussit à tirer de l'oubli quelques espèces de tissu conjonctif, qui, jusqu'à lui, n'avaient attiré l'attention de personne, confondues qu'elles étaient avec le tissu fibreux typique ou avec le cartilage. Cependant j'ai dit plus haut que Schaffer avait réuni en un groupe de tissus vésiculeux des éléments fort hétérogènes. Les suites d'un tel état de choses se

font jour déjà dans l'ouvrage, excellent sous tous les autres rapports, de Greil (6), qui, sans faire d'exceptions, a rapporté les formations chondroïdes du coeur (des reptiles) au tissu vésiculeux. Lui et Favaro appellent vésiculeux le tissu chondroïde, qui se distingue par la forme ronde de ses cellules, sans faire attention à la condition que Schaffer lui-même a avancée comme un indice infaillible du tissu vésiculeux, savoir la présence de cellules vésiculeuses aux parois dures. Ce n'est pas la forme même, mais la dureté de la paroi, qui prouve, d'après lui (24), le caractère mécanique de ce tissu.

Favaro (5) distingue deux sortes de tissu chondroïde dans le coeur, le tissu parathélial aux cellules fusiformes et le tissu proprement vésiculeux. Ce dernier n'est qu'une modification du premier et peut se rencontrer en même temps que lui. Je ne crois pas obligatoire de désigner des modifications aussi locales du tissu chondroïde du coeur comme ses formes particulières. Chez quelques animaux, comme par exemple chez la grenouille, les cellules rondes et les fusiformes sont disséminées d'une même façon dans le tissu chondroïde de la crosse de l'aorte. En général, dans le coeur de l'homme, vu la densité considérable de la substance fondamentale du tissu chondroïde, les cellules rondes prédominent. Zagorovsky parvint à colorer les fibres fondamentales du tissu des valvules des reptiles, d'après le procédé d' Unna—Björling, aussi bien que chez les autres animaux, et cependant ce tissu se distingue le plus souvent chez les reptiles par la forme ronde de ses cellules et rappelle souvent par son aspect un véritable tissu vésiculeux. Il est évident que la forme des cellules a une importance secondaire et, par elle même, ne peut servir de raison pour rapporter le tissu chondroïde du coeur au type vésiculeux.

On aurait tort de rapporter le tissu chondroïde, sinon au cartilage, du moins au tissu précartilagineux (Vorknorpelgewebe), vers quoi penchait Studnička (29, 30). Il est vrai que les cartilages cardiaques sont formés primitivement par le tissu chondroïde (Favaro, 5), mais nous n'avons pas encore de données exactes sur le mode de différenciation du cartilage dans ces cas. Il se présente peut-être comme une modification du tissu chondroïde, et peut-être indépendamment. En étudiant

le cartilage cardiaque du hérisson, je m'assurai qu'il se distinguait du tissu chondroïde par une plus grande résistance à l'action des acides et la présence des capsules typiques. Cependant le tissu chondroïde chez les reptiles ressemble quelquefois beaucoup à un cartilage, et même les capsules cellulaires y sont perceptibles. Néanmoins la présence des fibres élastiques et collagènes dans le tissu chondroïde constitue le principal obstacle à la confirmation de son identité avec le tissu précartilagineux.

Le cartilage muqueux de l'ammocète se rapproche, d'après moi, le plus du tissu chondroïde; on trouve là-dessus des données détaillées chez Kaensche (9). Bujor (3), Schneider (26), Schaffer (21, 22) et Studnička (28). Apparaissant à quelques endroits de la tête de l'ammocète, il est remplacé par le cartilage dans la période de sa métamorphose.

Autant que j'ai pu étudier (35) ce cartilage sur les matériaux qui m'ont servi pour l'étude des organes des sens de l'ammocète, la ressemblance du cartilage muqueux au tissu chondroïde est hors de doute.

Le cartilage muqueux renferme aussi une substance basophile cimentante qui masque les fibres fondamentales. Elle perd sa basophilie dans les mêmes cas que le tissu chondroïde. Les cellules du cartilage muqueux sont radiées ou fusiformes. Outre les cellules et la substance fondamentale, le tissu muqueux renferme encore des fibres collagènes, qui, de même que les prolongements cellulaires, s'étendent perpendiculairement au périchondre. La coloration d'après le procédé Björling donne les mêmes aspects dans le cartilage muqueux que dans le tissu chondroïde de la crosse de l'aorte du même animal.

Quoique, d'après les auteurs ci-dessus mentionnés, lors de la métamorphose, un véritable cartilage hyalin du squelette céphalique provienne du cartilage muqueux, l'étude détaillée de ce processus fait presque totalement faute: seul Studnička (28) affirme positivement que dans ce cas nous avons affaire à une métaplasie immédiate du cartilage muqueux. Comme résultat nous avons le cartilage ou le tissu précartilagineux. En s'appuyant sur ses observations, Studnička penche vers l'idée que le cartilage muqueux est une espèce du cartilage

ordinaire: „Si la notion de cartilage comprend sa constitution chimique bien connue et la densité considérable de la substance fondamentale et des capsules cartilagineuses qui en provient, nous devons, tout naturellement, rapporter le cartilage muqueux de l'ammocète aux cartilages“ (28).

D'après mes observations, le cartilage muqueux n'a pas de capsules et sa substance fondamentale se dissoud facilement dans les acides faibles. Voilà pourquoi je considère le cartilage muqueux comme appartenant plutôt au tissu chondroïde.

De même je n'ai pas observé, dans la période de la métamorphose, de métaplasie directe du cartilage muqueux. Chez une lamproie adulte d'eau douce, je trouve le tissu chondroïde typique dans la cornée de l'oeil pariétal (34) et dans les coussinets des organes de la ligne latérale (35).

Ces formations ont beaucoup de commun avec le cartilage muqueux de l'ammocète, mais représentent un tissu dans un stade définitif de différenciation et ne subissent aucune modification de plus.

La présence du tissu chondroïde dans l'enveloppe cutanée de la lamproie nous sert aussi de preuve que ce tissu dans le coeur n'est pas non plus lié par l'origine avec l'endothélium du coeur embryonnaire, comme l'assure Favaro (5). Selon moi, il est plus probable, et en cela je m'appuie sur l'étude des stades du développement du coeur de l'embryon d'un cochon, que le tissu chondroïde des valvules et du squelette cardiaque provinnent du tissu embryonnaire conjonctif ordinaire, dont la substance fondamentale s'enrichit de mucoïdes.

Le tissu chondroïde dans la paroi des artères a la même origine, ce qui a été déjà noté par Björling. D'après lui, il suffit de colorer par son procédé les coupes des artères ombilicales de différent âge pour s'assurer que le tissu embryonnaire conjonctif se transforme directement en tissu chondroïde.

Le tissu primaire ostéogène dans les canalicules de Havers, de même que le tissu des couches profondes de la papille dentaire embryonnaire, se rapportent, d'après mes observations, au tissu chondroïde. Je ne doute pas que des recherches postérieures fassent découvrir le tissu chondroïde dans beaucoup d'organes encore.

Puc. 1.

Puc. 3.

Puc. 2.

Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

Il faut considérer le tissu fibreux conjonctif, le tissu chondroïde et le cartilage comme un groupe de tissus naturel, renfermant les mêmes éléments dans différentes combinaisons. Si dans le tissu chondroïde le rôle principal (dans la caractéristique du tissu) appartient à la substance chondroïde fondamentale, dans les tissu fibreux on peut rencontrer, ce qui est prouvé par des recherches, des fibres fondamentales sans substance cimentante qui les unisse. Ainsi Renaut (18) les a décrites, formant un réseau excessivement fin (la tramule) enveloppant les faisceaux des fibres collagènes; Mallory (14) et Coca (4), sous le nom de fibrilles du mioglium et du fibroglium.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche XV.

Toutes les figures ont été faites d'après les préparations du cœur d'un suicidé de trente ans, colorées par l'hématoxyline de Böhmer et la picrofuchsine. Fixation formaline.

Fig. 1. Coupe longitudinale de la valvule atrioventriculaire du côté gauche du cœur. *a*—corde axiale de la chorda tendinea; *ev* — endocarde de la face de la valvule tournée vers le ventricule; *ch* — endocarde de la face de la valvule tournée vers la cavité de l'oreillette; *ch*— chordae tendineae dans une coupe transversale et longitudinale; *pm* – plaque chondroïde de la valvule. Agrand. 25 fois.

Fig. 2. Coupe radiale à travers l'anneau de l'aorte et la valvule semi-lunaire de l'aorte. *a* — couche externe (endocarde) de la valvule; *i*—sa couche interne (endocarde); *pm* — plaque chondroïde de la valvule; *s*—paroi sinus Valsalvae; *n*—nodulus Arantii. Agrand. 25.

Fig. 3. Coupe longitudinale (verticale) à travers le trigonum fibrosum dextrum (triangle fibreux). *c*—endocarde du ventricule; *ch* — tissu chondroïde; *z* – corde fibreuse en coupe transversale se dirigeant vers le faisceau de *His*. Agrand. 65.

BIBLIOGRAPHIE.

1. Beitzke, H. Über die sogenannten weissen Flecken am grossen Mitralsegel. Virchows Archiv. Bd. 163. 1903.
2. Björling, E. Über mukoides Bindegewebe. Virchows Archiv, Bd. 205. 1911.
3. Bujor. Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branch. en Petromyzon Planeri. Rev. biol. du Nord de la France. 1891.
4. Coca, A. Die Bedeutung der Fibroglia-Fibrillen. Virchows Archiv. Bd. 186.
5. Favaro, G. Ricerche embryologiche ed anatomiche intorno al cuore dei Vertebrati con particolare riguardo all'endocardio ed alle formazioni endocardiache. Parte prima. Padova. Drucker. 1913.
6. Greil, A. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwiklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. I. Reptilien. Morph. Iahrbuch Bd. 31, 1903.
7. Hansen, F. C. C. Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte. I Abth. Bd. 27. 1905.
8. Joseph. Über die Ringe und Klappen des menschlichen Herzens. Virchows Archiv. Bd. 14. 1858.
9. Kaensche, C. Beiträge zur Kentnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneiders Zool. Beitr. Bresslau. 1890.
10. Köllikер—Ebner. Handbuch der Gewebelehre.
11. Königer. Histologische Untersuchungen über Endocarditis. Arb. aus d. Pathol. inst. Leipzig. 1903.

12a. v. Korff, K. Zur Histologie und Histogenese des Bindegewebes, besonders der Knochen und Dentingrundsubstanz. Ergebn. d. Anatomie. Bd. 17. 1907, 1909.

12b.—Über die Histogenese und Structur der Knorpelgrundsubstanz. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84. 1914.

13. Luschka, H. Die Structur der halbmondförmigen Klappen des Herzens. Arch. f. phys. Heilkunde, 1856.
14. Mallory, F. B. A hitherto undescribed fibrillar substance produced by connective-tissue celles. Journ. med. Research. Bd. 10. 1903.
15. Mönkeberg, I. G. Der normale histologische Bau und die Sklerose der Aortenklappen. Virchows Archiv. Bd. 176. 1904.
16. Parchappe. Du coeur. Paris. 1848.

17. Renaut. La substance fondamentale continue du tissu conjonctif lâche. Com. r. hebdom. de la S. Biol. T. IV. 1903, 37.
18.—Sur la tramule du tissu conjonctif. Arch. d'Anatom. microsc. T. VI. 1903.
19. Retterer, E., et Lelièvre, A. Histogenèse du squelette cardiaque. C. R. de l'Association anatom. 1912.
20. Ruppricht, W. Über Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. mikr. Anatom. Bd. 75. 1910.
21. Schaffer, J. Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. X. 1895.
22. — Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
23. — Grundsubstanz, Interzellularsubstanz und Kittsubstanz. An. Anz. Bd. XIX. 1901.
24. — Über das vesikulöse Stützgewebe. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.
25. — Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Kittsubstanz. Theil. III. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd. 97. 1911.
26. Schneider. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin. 1879.
27. Seipp, L. Das elastische Gewebe des Herzens. Anatom. Hefte. Bd. 6. 1896.
28. Studnička, F. Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 48. 1897.
29. — Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel, Vorknorpel und Chordagewebe. Anat. Hefte. Bd. 21. 1903.
30. — Das Gewebe der Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten Stützgewebe. Anatom. Anz. Bd. 38. 1911.
31. Tandler, J. Anatomie des Herzens. 1913.
32. Torrigiani, C. A. Studio sullo sviluppo et sulla struttura dei seni del Valsalva e delle valvole semilunari nel cuore umano. Arch. ital. Anat. Embr. Vol. 9.
33. Tretjakoff, D. Das Gallertgewebe der Sinushaare. Anat. Anz. Bd. 37, 1910.
34. — Die Parietalorgane bei Petromyzon fluviatilis. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. CXIII. 1914.
35. — Organes sensoriels de Petromyzon fluviatilis. Mémoires de l'Univers. Imp. d'Odessa. (En russe). 1916.
36. Veraguth, O. Untersuchungen über normale und entzündete Herzklappen. Arch. f. path. Anat. Bd. 139. 1895.
37. Vialleton, Z. Etude sur le cœur des lamproies. Arch. d'Anat. microsc. I. VI. 1903.

Variabilité et hérédité du crâne chez les Mammifères,

par

Jur. Philiptschenko,

privat-docent à l'Université de Pétrograde.

(De la Section Physiologique du Laboratoire de l'Administration Vétérinaire).

Pl. XVI et XVII.

On sait que la structure du crâne est d'une grande importance pour la classification des Mammifères. Le rôle qu'elle joue devient encore plus important là où il y a dans les limites d'une seule espèce un grand nombre de races comme chez l'homme et chez nos animaux domestiques. La méthode craniologique a été déjà appliquée à l'étude des derniers par Nathusius et par Rütimeyer; cette méthode joue ici depuis lors un rôle extrêmement important.

Cependant, les croisements qui se produisent continuellement entre les races ne permettent pas de se borner à l'étude de la seule structure du crâne; il est nécessaire encore de connaître la façon dont se transmettent par hérédité différentes particularités structurales du crâne. Jusqu'ici quand on venait de poser cette question, on admettait tacitement que c'est le simple mélange quantitatif des caractères du crâne qui se produit pendant le croisement et que le crâne de l'hybride est toujours intermédiaire entre les crânes des formes d'origine. Néanmoins nous avons trop peu de raisons pour faire de pareilles suppositions et en tout cas la connaissance que nous possédons actuellement des phénomènes d'hérédité est trop avancée pour que nous puissions négliger plus longtemps cette question, dont l'étude demande des recherches spéciales.

La première tentative qui a été faite dans ce sens est représentée par quelques remarques sur l'hérédité des dimensions du squelette, que nous trouvons dans l'ouvrage de W. E. Castle et de ses collaborateurs sur l'hérédité chez les lapins (3).

Castle est arrivé à cette conclusion que les dimensions générales du crâne se transmettent comme la longueur des oreilles suivant le type d'hérédité intermédiaire. L'opinion de Castle sur l'existence de ce type d'hérédité a rencontré une vive critique de la part de Lang (13) et d'autres auteurs qui ont supposé que dans des cas pareils peuvent intervenir des facteurs multiples et l'hérédité mendelienne. Mac Dowell (16, 17) a montré que la participation des facteurs multiples dans la transmission héréditaire de la grandeur générale du crâne du lapin est bien vraisemblable, conclusion que Castle même (4) ne peut nier à présent. Pourtant Castle et Mac Dowell ne se sont intéressés qu'à la grandeur générale du crâne en laissant de côté les autres particularités spécifiques du crâne qui sont certainement bien plus importantes à considérer que la taille. Ainsi donc, même après les recherches de Castle et de Mac Dowell, on ne peut juger close la question de l'hérédité des caractères craniologiques.

J'ai réussi personnellement à étudier plusieurs crânes d'hybrides spécifiques entre les représentants de la race bovine domestique et les espèces du genre Bison, et aussi d'hybrides entre le cheval et le zèbre (25). Cependant le nombre peu considérable des crânes étudiés n'a pas permis de donner même dans ce cas-là une réponse nette sur la nature des lois qui régissent l'hérédité du crâne.

Pour avoir la solution de cette question, j'ai entrepris dans la Section de Physiologie du Laboratoire de l'Administration Vétérinaire des expériences spéciales sur différentes races du lapin domestique. Cependant avant d'exposer les résultats auxquels je suis ainsi arrivé, nous devons nous arrêter préalablement sur un autre point de la question: nous devons notamment expliquer tout d'abord en quoi consistent les différences craniologiques entre les races du lapin (et d'autres animaux domestiques également). De cette façon, la première partie de ces recherches sera consacrée à l'étude de la varia-

bilité du crâne; dans la deuxième partie nous parlerons des modes de transmission héréditaire des caractères craniologiques.

I.

Différences craniologiques entre les espèces voisines et entre les races des animaux domestiques.

Ainsi donc, par quelles particularités craniologiques se distinguent entre elles différentes races de notre lapin domestique? La bibliographie ne renferme pas de recherches spéciales à ce sujet, à part quelques pages dans le livre de Darwin „Animals and plants“ (6) qui ont été vivement critiquées par H. Nathusius (21).

On ne peut considérer, d'ailleurs, comme définitivement établie la présence des différences craniologiques entre les races de nos animaux domestiques, car il existe une opinion d'après laquelles les races d'une même espèce sont dépourvues de différences craniologiques. — Cette thèse, émise d'abord par Cuvier (5), a surtout été vivement soutenue par H. Nathusius dans la série de ses mémoires dans lesquels il s'est basé sur ses propres études de différentes races de cochons (19), de lapins (21), de moutons et de chiens (22). Parmi les travaux plus récents qui défendent le même point de vue, on peut indiquer les recherches de Klatt sur la relation entre la taille générale de l'animal et la structure du crâne (12), d'après lesquelles les différences craniologiques entre les chiens sont avant tout déterminées par celles de la taille des individus étudiés.

En somme, des opinions pareilles ne jouissent pas d'une approbation universelle, mais personne ne s'est encore donné la peine de formuler contre elles des objections précises et de montrer quelles sont les différences craniologiques réelles entre les races des animaux domestiques. Mais cette question présente une importance de premier ordre pour le but principal de notre travail, qui est d'établir le mode de transmission héréditaire des caractères craniologiques: c'est pour-

quni c'est cette question qui doit attirer tout d'abord notre attention.

Cependant, avant d'aborder l'étude des différences craniologiques entre les races, j'ai jugé plus utile de déterminer la nature des différences pareilles entre les espèces voisines. A l'opposé de ce qu'on observe chez les espèces relativement éloignées les unes des autres et que l'on rapporte aux différents genres et sous-genres, comme le lapin et le lièvre, le loup et le renard, etc., les espèces qui se rapprochent davantage les unes des autres possèdent parfois des crânes très semblables, de sorte que les systématiciens sont quelquefois embarrassés pour indiquer les différences craniologiques qui distinguent ces espèces.

C'est précisément le cas de nos deux espèces communes de lièvre : du lièvre variable (*Lepus timidus* L.) et du lièvre commun (*L. europaeus* Pall.), entre lesquels une phalange d'auteurs, à commencer par Blasius (2) et Middendorff (18) et à terminer par Hilzheimer (9) et Ogneff (24), ont essayé de trouver des différences craniologiques. C'est par l'étude des crânes de ces deux espèces que j'ai commencé mes recherches.

Tous les observateurs qui avaient à étudier les crânes du lapin et du lièvre n'ont pris sur chaque crâne qu'un petit nombre de mensurations (11—23). Il me semble qu'il n'est pas raisonnable de se limiter à un nombre si peu considérable de mensurations, même si l'on a à sa disposition un nombre très grand de crânes, car il peut facilement arriver que toutes ou la plus grande partie des mensurations observées seront peu caractéristiques et tout le travail sera inutilement perdu grâce à cette circonstance. La voie inverse est beaucoup plus sûre: on prend d'abord sur un petit nombre de crânes un nombre de mensurations aussi grand que possible et on ne reprend ensuite sur un nombre plus grand de crânes que celles d'entre elles qui en valent la peine.

J'ai préféré suivre pendant le choix des mensurations les vieilles méthodes morphologiques qui me paraissent bien plus sûres que ce nouveau „point de vue physiologique“ que Klatt (12) a récemment essayé d'introduire dans la craniologie.

Pour qu'on puisse comparer différentes mensurations entre elles, surtout si ces mensurations se rapportent aux crânes de grandeur différente, on peut se servir de la méthode d'indices, que je trouve la plus commode. Une autre méthode très répandue parmi les systématiciens, qui consiste à rapporter toutes les mensurations à une seule dimension fondamentale que l'on fait égale à 100 (on prend ordinairement pour cela la longueur basale ou la longueur basilaire du crâne), a déjà rencontré de graves objections de la part de Liskun (14), de Klatt (12) et d'autres auteurs auxquels je n'ai qu'à me rallier. L'emploi de trois mensurations fondamentales au lieu d'une seule (d'une mensuration pour les mensurations longitudinales, d'une autre pour les mensurations transversales, d'une troisième pour les mensurations verticales) que fait Schumann dans son travail sur le gaur et le gayal (30) ne présente pas un grand progrès.

Si l'on veut se servir de la méthode d'indices, on rapporte telle ou telle mensuration à une autre (par exemple, une longueur à la largeur correspondante) et on obtient ainsi un indice de la partie examinée du crâne complètement indépendant de la grandeur de celui-là. Remarquons qu'il n'est point nécessaire d'établir une fois pour toutes des indices déterminés fixes, qui peuvent même parfois nuire au travail. Chez une forme il est plus commode de comparer la mensuration étudiée à telle mensuration, chez une autre forme il vaut mieux la rapporter à une autre: c'est ce qu'on pourra voir seulement pendant l'étude des dimensions.

En ce qui concerne les mensurations elles-mêmes, j'ai suivi pendant l'étude de la craniologie du lièvre et du lapin le schéma suivant, en négligeant complètement la mâchoire inférieure.

Mensurations longitudinales.

1. Longueur basilaire: du basion jusqu'au gnathion.
2. Longueur basale: du basion jusqu'au point alvéolaire.
3. Plus grande longueur du crâne: de l'inion jusqu'au point alvéolaire.

4. Longueur supérieure de la partie cérébrale du crâne: de l'inion jusqu'au nasion.

5. Longueur supérieure de la partie faciale du crâne: du nasion jusqu'au point alvéolaire.

6. Distance entre le point alvéolaire et la base de l'épine palatine.

7. Distance entre le basion et la base de l'épine palatine.

8. Axe basicranial: du basion jusqu'au bord antérieur du corps du basisphénoïde.

9. Axe basifacial: du gnathion jusqu'au bord antérieur du corps du basisphénoïde.

10. Distance entre l'inion et la lambda.

11. Longueur de la plateforme occipitale: de l'inion jusqu'au tubercule occipital.

12. Longueur de l'os interpariétal: du tubercule occipital jusqu'à la lambda.

13. Longueur de la suture sagittale: de la lambda jusqu'à la bregma.

14. Longueur de la suture frontale: de la bregma jusqu'au nasion.

15. Longueur de la suture nasale: du nasion jusqu'au bout antérieur de la suture nasale.

16. Longueur de l'orifice nasal: du bout antérieur de la suture nasale jusqu'au milieu du bout inférieur de l'orifice nasal.

17. Longueur du palais: du gnathion jusqu'à la base de l'épine palatine.

18. Longueur de l'orifice incisif: du bord antérieur de cet orifice jusqu'à la base de l'épine nasale.

19. Longueur du palais dur: de la base de l'épine nasale jusqu'à la base de l'épine palatine.

20. Distance entre la base de l'épine nasale et la suture maxillo-palatine.

21. Distance entre la base de l'épine palatine et la suture maxillo-palatine.

22. Distance entre la base de l'épine palatine et le synchondrose sphéno-basilaire.

23. Longueur des choanes: de la base de l'épine palatine jusqu'au bord antérieur du corps du présphénoïde.

24. Longueur des os cunéiformes: du bord antérieur du corps du présphénoïde jusqu'au synchondrose sphéno-basilaire.

25. Longueur du basioccipital: du synchondrose sphéno-basilaire jusqu'au basion.

26. Distance entre l'inion et le point zygomatique.

27. Distance entre les points alvéolaire et zygomatique.

28. Longueur latérale de la partie cérébrale: du crâne de l'inion jusqu'au bord postérieur de l'orbite.

29. Longueur latérale du museau: du point alvéolaire jusqu'à l'angle antéro-inférieur de l'orbite.

30. Longueur de l'orbite.

31. Longueur de la série dentaire de la mâchoire supérieure.

32. Longueur du diastème.

33. Longueur supérieure de l'os intermaxillaire: du point alvéolaire jusqu'au bord postérieur du rameau frontal.

34. Longueur inférieure de l'os intermaxillaire: du point alvéolaire jusqu'au bord postérieur des parties moyennes de rami palatini.

35. Plus grande longueur (diagonale) de l'os nasal.

36. Longueur de l'arc zygomatique.

37. Distance entre le bord postérieur de l'arc zygomatique et le bord antérieur de l'orifice auditif.

38. Longueur de la bulle tympanique.

39. Longueur de l'arc supraorbitaire.

40. Longueur de l'os lacrymal.

Mensurations verticales.

41. Grande hauteur de l'occiput: du basion jusqu'à l'inion.

42. Petite hauteur de l'occiput: de l'opisthion jusqu'à l'inion.

43. Hauteur de l'orifice occipital: du basion jusqu'à l'opisthion.

44. Distance entre le milieu du synchondrose sphéno-basilaire et la lambda.

45. Distance entre le bord antérieur du corps du présphénoïde et le point situé sur la suture frontale entre les angles médians de l'incisure supraorbitaire antérieure.

46. Distance entre la base de l'épine palatine et le nasion.

47. Distance entre le bord antérieur de l'orifice incisif et le bord antérieur de la suture nasale.

48. Distance entre le basion et le nasion.

49. Hauteur de l'orbite entre les arcs supraorbitaire et zygomatique.

Mensurations transversales.

50. Plus grande largeur du crâne entre les arcs zygomatiques.

51. Plus grande largeur de la partie cérébrale du crâne entre les squamosa des temporaux.

52. Plus grande largeur de l'occiput.

53. Largeur du museau entre les points moyens de l'angle antéro-inférieur de l'orbite.

54. Largeur du museau entre les bords externes des alvéoles P_1 et M_2.

55. Plus grande largeur de la plateforme occipitale.

56. Plus grande largeur de l'os interpariétal entre ses angles latéraux.

57. Plus grande largeur des os pariétaux.

58. Plus petite largeur de l'os frontal entre les incisures supraorbitaires postérieures.

59. Largeur de l'os frontal entre les bords externes des arcs supraorbitaires.

60. Largeur de l'arc supraorbitaire.

61. Largeur entre les extrémités postérieures des arcs suprarobitaires.

62. Largeur entre les extrémités antérieures des arcs supraorbitaires.

63. Plus grande largeur des os nasaux.

64. Largeur entre les extrémités postérieures des rameaux frontaux des os intermaxillaires.

65. Largeur de l'orifice nasal.

66. Largeur entre les angles externes des alvéoles des grandes incisives.

67. Largeur entre les angles postérieurs externes des alvéoles des petites incisives.

68. Plus grande largeur de l'orifice incisif près du palais dur.

69. Largeur du palais dur entre les alvéoles P_1 et P_2.

70. Largeur antérieure de la série dentaire.

71. Largeur postérieure de la série dentaire.

72. Plus grande largeur des choanes.

73. Plus grande largeur entre les lames latérales des processus ptérygoïdes.

74. Plus grande largeur du basioccipital.

75. Plus grande largeur de la bulle tympanique.

76. Plus grande largeur de l'orifice occipital.

77. Largeur entre les extrémités postérieures des arcs zygomatiques.

78. Largeur entre les extrémités antérieures des arcs zygomatiques.

79. Plus grande largeur de l'arc zygomatique.

80. Plus grande largeur de l'os lacrymal.

J'ai eu à ma disposition 21 crânes du lièvre variable du gouvernement de Pétrograde et 29 crânes du lièvre commun du gouvernement de Tauride. Ceux-ci se rapportaient à notre sous-espèce russe *Lepus europaeus aquilonius* Blas.

Les crânes des deux espèces de lièvre sont représentés sur les fig. 1—4; leurs mensurations sont indiquées sur les tableaux 1—2.

Comme on peut le voir sur le tableau 1 qui se rapporte aux lièvres variables, les crânes de ceux-ci sont sujets à certaines variations de grandeur. Leur longueur basilaire (mensuration № 1) oscille entre 70 et 83 mm.; si nous prenons comme base différentes valeurs de cette mensuration, nous pouvons partager tous les crânes en 5 classes qui formeront une série ordinaire de variation:

70—70,5	73—74	75,5—77	78—80	83
2	4	9	5	1

Au lieu de mesurer toutes les 80 mensurations sur chacun des 21 crânes du lièvre variable, j'ai fait préalablement ce tra-

vail sur 6 crânes typiques en choisissant pour cela un crâne dans chaque classe et deux crânes dans la classe moyenne. Les crânes que j'ai choisis ainsi portaient les №№ 5, 2, 1, 21, 10 et 15. Ce qui prouve que l'on a toutes les raisons de se servir de cette méthode, c'est la circonstance que la longueur basilaire moyenne des 6 crânes typiques est égale à 76,58, tandis que la longueur basilaire moyenne de tous les 21 crânes du lièvre variable est de 76,19; on peut aussi voir sur le tableau 1, là où sont indiquées les moyennes de tous les crânes pris ensemble $\left[\frac{M}{(21)}\right]$, que ces moyennes sont ordinairement aussi voisines des moyennes calculées pour les 6 crânes typiques $\left[\frac{M}{(6)}\right]$.

J'ai pris aussi comme crânes typiques du lièvre commun les 6 crânes qui portaient les №№ 9, 8, 5, 6, 7 et 1 que j'ai reçus avant d'autres crânes. Ce choix s'est trouvé assez heureux, car nous voyons sur le tableau 2 que la longueur basilaire moyenne de ces 6 crânes est de 76,50, tandis que la longueur basilaire moyenne de tous les crânes est égale à 75,60; les moyennes d'autres mensurations sont également voisines les unes des autres. Nous pouvons ainsi immédiatement comparer entre elles les mensurations observées sur les crânes des deux espèces du lièvre, car les moyennes des longueurs basilaires de ces crânes sont à peu près les mêmes chez les deux espèces étudiées.

Ayant comparé les mensurations moyennes des crânes typiques du lièvre variable et du lièvre commun, j'ai trouvé que de très nombreuses mensurations sont en moyenne très voisines les unes des autres chez les deux espèces. Les moyennes d'autres mensurations étaient au contraire différentes: c'est pourquoi j'ai fait ces mensurations sur tous les crânes; cela se rapporte aux mensurations №№ 4, 5, 8, 9, 13, 14, 15, 18—21, 28, 29, 31—37, 50—54, 57, 58, 59, 63, 65, 68, 69, 79. Les nombres que j'ai ainsi obtenus m'ont servi de base pour l'établissement des distinctions craniologiques entre les deux espèces du lièvre.

La première distinction concerne le rapport entre les parties cérébrale et faciale du crâne. Le crâne du lièvre variable comparé à celui du lièvre commun est plus long dans sa partie cérébrale et plus court dans sa partie faciale; il est en

outre un peu plus large chez le lièvre variable que chez le lièvre commun. On remarque facilement ces particularités, si l'on compare les mensurations №№ 50 (la plus grande largeur du crâne), 8 et 9 (axes basicranial et basifacial), mais on les voit le plus nettement sur les mensurations 27 (longueur latérale de la partie cérébrale du crâne) et 28 (longueur latérale de la partie faciale du crâne).

	L. timidus.	*L. europaeus.*
(27)	35—39,5 (M=37,26)	32,5—39 (M=35,22)
(28)	42—48 (M=44,76)	40—50 (M=46,53).

Après avoir rapporté sur chaque crâne la première mensuration à la deuxième, nous avons pour le lièvre variable [1]):

86—86—88—87 1/2—83 1/2—79 1/4—77 3/4—81—87—83 1/2—84—82 1/4—84 3/4—83 3/4—79 1/4—80—84 1/2—87—82—77 3/4—84 1/2,

c'est-à-dire la série des indices 77 3/4—88;

et pour le lièvre commun:

75—74 1/2—72 1/2—75—75—75—74 1/2—81—77—73—73—78 1/4—76—77 1/2—71 1/4—74 1/2—70 1/4—73 1/2—75—74 3/4—74 3/4—87 1/2—81—74 1/4—73 1/2—74 1/2—79 1/2—76—82,

c'est-à-dire la série des indices 70 1/4—87 1/2,

et, après avoir éliminé № 31 comme exemplaire aberrant, la série 70 1/4—82.

Quoique ces deux séries empiètent l'une sur l'autre, elles permettent néanmoins de distinguer dans la plupart des cas le crâne du lièvre variable de celui du lièvre commun. Pratiquement on peut admettre que, si cet indice est plus de 80, nous avons affaire au crâne d'un lièvre variable, dans le cas contraire au crâne d'un lièvre commun. Certainement si cet indice est voisin de 80 (78—82), la question restera sans réponse et nous devrons nous adresser alors à d'autres caractères distinctifs pareils qui permettent dans leur ensemble de faire une détermination correcte.

Nous trouvons dans la région du palais une autre différence non moins importante, que nous pouvons observer particu-

[1]) Nous suivons ici comme partout l'ordre selon lequel les crânes sont placés dans les tableaux des mensurations.

lièrement dans la largeur de l'orifice incisif (68) et dans la longueur du palais dur (19). Ces mensurations présentent chez nos lièvres les variations suivantes:

	L. timidus.	*L. europaeus.*
(19)	6,5—9 (M=7,45)	5—7 (M=5,96)
(68)	8—11 (M=10,00)	10—13,5 (M=11,50).

Ainsi donc, dans ce cas-là la valeur absolue des mensurations indique souvent elle-même l'espèce à laquelle appartient le crâne examiné. Ayant rapporté la première mensuration à la deuxième, que nous faisons égale à 100, nous obtenons pour le lièvre variable:

75—66 1/2—75—75—75—76 1/4 — 75—66 1/2—66 1/2—89—70—79 — 66 1/2—79—71 1/2 —93 1/2—70—59—71 1/2—80—94 3/4,

c'est-à-dire la série des indices 59—94 3/4;

pour le lièvre commun:

60—57 — 47 3/4 — 41 1/2—50—50—43 1/2—50 — 52 1/4 — 63 1/2 — 44 — 70—54 1/4—43 1/2 — 54 1/2 — 54 — 52 — 59 — 62 — 59 — 45 3/4—54 1/2— 41 1/2—50—44 1/2—61—61—54—45 1/2,

c'est-à-dire la série des indices 41 1/2—70.

Cet indice peut servir à distinguer les crânes des deux espèces du lièvre au même degré que le rapport des longueurs latérales des parties cérébrale et faciale du crâne. Il est vrai que même ces séries empiètent l'une sur l'autre, mais cela n'arrive que sur une partie relativement faible de leur étendue générale; en outre on n'a rencontré qu'une fois chez le lièvre variable l'indice 59 ainsi que l'indice 70 chez le lièvre commun, et l'on observe dans ce cas-là une rare coïncidence du maximum de l'une des valeurs comparées avec le minimum de l'autre. Dans les déterminations pratiques, on peut admettre que cet index est ordinairement plus de 65 chez le lièvre variable et moins que ce nombre chez le lièvre commun, mais les valeurs 59—70 ne sont caractéristiques d'aucune espèce, car cette différence n'a comme toutes les autres qu'une signification relative.

Cependant, ces différences ne sont pas les seules que nous trouvons dans la région du palais, car des différences pareilles nous sont encore présentées par la longueur de la série dentaire (31) et par celle du diastème de la mâchoire supérieure (32).

Ces mensurations présentent chez les deux espèces les variations suivantes:

	L. timidus.	*L. europaeus.*
(31)	17,5—21,5 (M=19,28)	15,5—18,5 (M=17,17)
(32)	25—29,5 (M=27,57)	25,5—32 (M=28,94).

Pour vérifier la signification de ces caractères pour la diagnose de l'espèce d'après le seul crâne, rapportons la valeur de la première mensuration à celle de la deuxième pour chacun des crânes que nous avons observés. Nous avons alors pour le lièvre variable:

74—68 1/2—74—67 1/4—74—73—68—68—65—71 1/2—65 1/2—69—69 1/4—66 1/2—71 1/2—72 3/4—71—71—71 1/2—67 1/4—71 1/2,

c'est-à-dire la série des indices 65—74;

pour le lièvre commun:

58—63 1/2—60 1/2—62 3/4—60—53 1/4—56—56 1/2—64 1/2—62 1/2—59 3/4—58—60 1/2—57 1/4—56 3/4—60 1/2—59 3/4—55—56 3/4—58—64 1/2—61—61 1/4—58 1/2—57 1/2—59 1/2—58—58 3/4—66 3/4,

c'est-à-dire la série des indices 53 1/4—66 3/4.

Il est évident que nous avons ici aussi deux séries différentes qui empiètent cependant un peu l'une sur l'autre et qui nous permettent de regarder dans les déterminations pratiques le nombre 65 comme la limite des indices des deux espèces: les indices des lièvres variables sont ordinairement plus grands, ceux des lièvres communs sont au contraire plus petits que ce nombre. Sans doute, même cette différence n'est que relative.

Parmi les caractères de la surface supérieure du crâne qui ont une signification pour la distinction des deux espèces du lièvre, on peut citer la longueur des os nasaux et la longueur de l'arc zygomatique. En ce qui concerne la première mensuration, il faut la prendre suivant la diagonale de l'os nasal (35), et, quant à la deuxième, c'est notre mensuration № 36. Les variations de ces deux mensurations sont les suivantes:

	L. timidus.	*L. europaeus.*
(35)	36—45 (M=40,88)	36—50,5 (M=44,05)
(36)	37—43 (M=40,64)	34—42 (M=38,86).

Après avoir rapporté sur chaque crâne la deuxième mensuration à la première comptée pour 100, nous avons pour le lièvre variable:

$105^1/_2$—101—101—94—$97^1/_2$—100—$92^1/_2$—105—$102^1/_2$—$103^3/_4$—$96^1/_4$—101—95—$102^1/_2$—$94^1/_2$—$97^1/_2$—$97^1/_2$—$98^3/_4$—105—$97^3/_4$—100—$97^3/_4$,

c'est-à-dire la série des indices $92^1/_2$—$105^1/_2$;

pour le lièvre commun:

$84^1/_2$—$89^1/_2$—$84^3/_4$—$95^1/_4$—$93^1/_4$—89—$76^1/_2$—$94^1/_2$—$90^3/_4$—$86^3/_4$—$91^1/_2$—$88^1/_4$—$94^1/_4$—$95^1/_4$—82—$86^1/_2$—$92^1/_4$—$81^1/_4$—89—$85^1/_2$—$81^1/_4$—$98^1/_2$—$89^1/_2$—$87^1/_4$—$87^1/_4$—$87^3/_4$—86—$90^1/_2$—$86^1/_2$,

c'est-à-dire la série des indices $76^1/_2$—$98^1/_2$;

si nous éliminons de la dernière série l'indice aberrant du № 31 (ce que nous avons déjà fait une fois plus haut), nous avons une série encore plus courte ($76^1/_2$—$95^1/_4$).

Quoique ce caractère soit aussi peu absolu que les caractères précédents, on peut s'en servir cependant pour distinguer les espèces par le crâne, et on peut admettre ici pratiquement que, si cet indice est plus de 95, nous avons affaire au crâne d'un lièvre variable, dans le cas contraire au crâne d'un lièvre commun.

Par les caractères énumérés s'épuisent, me semble-t-il, les différences craniologiques les plus essentielles entre les lièvres variable et commun. Toutes les autres différences, dont certaines ont été déjà notées dans la bibliographie, ou bien ne peuvent être évaluées quantitativement ou bien ne sont que l'effet des caractères déjà étudiés: c'est pourquoi nous ne nous attarderons pas à les examiner ici.

Ainsi donc, pour distinguer le crâne de l'une des espèces européennes du lièvre de celui de l'autre, il est nécessaire de mesurer sur le crâne 8 mensurations et de les représenter sous la forme de 4 indices:

		L. timidus.	*L. europaeus.*
I	$\frac{\text{Longueur latérale de la partie cérébrale du crâne}}{\text{Longueur latérale de la partie faciale du crâne}}$	> 80	< 80
II	$\frac{\text{Longueur du palais dur}}{\text{Largeur de l'orifice incisif}}$	> 65	< 65

		L. timidus.	*L. europaeus.*
III	$\frac{\text{Longueur de la série dentaire}}{\text{Longueur du diastème}}$	> 65	< 65
IV	$\frac{\text{Longueur de l'arc zygomatique}}{\text{Longueur diagonale de l'os nasal}}$	> 95	< 95

Toutes ces différences n'ont pas une signification absolue, comme nous l'avons vu plus haut; leur valeur n'est que relative, car les séries des indices d'une espèce dépassent toujours un peu la limite purement conventionnelle que nous avons adoptée et se confondent avec les indices de l'autre espèce. C'est pourquoi un doute peut surgir si ces deux espèces présentent des différences craniologiques réelles et si nous avons le droit d'attribuer aux différences indiquées une certaine signification.

Pour avoir la solution de cette question, nous devons nous adresser à la méthode de statistique de variation dont on se sert pour comparer entre elles des séries de variations; cette méthode demande la détermination non seulement de la moyenne de chaque série, mais aussi de son erreur moyenne. On sait que celle-ci dépend de la déviation quadratique (σ) et du nombre des membres de la série, car

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Si l'on connaît les moyennes et les erreurs moyennes des deux séries comparées, on peut déterminer la différence entre les moyennes des deux séries $(M_1 - M_2)$ et l'erreur moyenne de cette différence, qui peut être calculée d'après les erreurs moyennes des deux séries, car elle est égale à

$$\pm\sqrt{m_1^2 + m_2^2}.$$

Comme résultat, nous avons la formule

$$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$$

dont on compare les deux moitiés pour savoir si les deux séries diffèrent l'une de l'autre. Si la différence entre les moyennes est beaucoup plus grande que son erreur moyenne,

les deux séries de variations diffèrent réellement l'une de l'autre: dans le cas contraire cette différence n'est qu'apparente.

Comparons donc de cette façon les valeurs des 8 mensurations que nous avons distinguées plus haut chez les lièvres variable et commun. Après avoir fait tous les calculs, nous avons:

	L. timidus.		*L. europaeus.*		$(M_1 - M_2) \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
	σ	m	σ	m	
Longueur latérale de la partie cérébrale du crâne	1,1086	0,24	1,4130	0,26	2,04 ± 0,35
Longueur latérale de la partie faciale du crâne	1,7500	0,38	2,1775	0,40	1,77 ± 0,55
Longueur du palais dur	0,5117	0,11	0,6365	0,12	1,49 ± 0,15
Largeur de l'orifice incisif	0,6362	0,14	0,8094	0,15	1,50 ± 0,20
Longueur de la série dentaire	0,9338	0,20	0,7728	0,14	2,11 ± 0,24
Longueur du diastème	0,9698	0,21	1,4172	0,26	1,37 ± 0,33
Longueur diagonale de l'os nasal . . .	1,9730	0,43	3,1059	0,57	3,17 ± 0,71
Longueur de l'arc zygomatique . . .	1,7087	0,37	1,8874	0,35	1,78 ± 0,51

Ces chiffres nous montrent nettement que la différence entre les moyennes des deux espèces dépasse plusieurs fois (3—10) son erreur moyenne, ce qui confirme complètement la signification des dimensions indiquées pour la distinction des deux espèces, malgré leur caractère relatif.

Pour me convaincre de la signification pratique des différences indiquées, je me suis adressé aux collections du Musée Zoologique de l'Académie des Sciences à Pétrograde, où il s'est

trouvé un nombre assez grand de crânes de lièvre, et j'ai essayé de déterminer l'espèce par le crâne: cette tentative a été couronnée d'un plein succès, et, après avoir pris les 8 mensurations et calculé les 4 indices, j'ai pu toujours dire si on avait affaire au crâne d'un lièvre variable ou commun et mes déterminations ont été toujours confirmées par les indications des étiquettes du crâne.

Cependant en raison du caractère relatif des différences indiquées, des cas peuvent se présenter où, parmi les 4 indices, deux, trois, peut-être même tous les quatre donneront des indications indéterminées: l'espèce peut-elle être reconnue dans ce cas-là?

Pour cela, nous devons recourir à une méthode particulière de statistique de variation, celle des moindres carrés proposée par Heincke dans son „Histoire Naturelle du Hareng" (7). D'après les principes de cet auteur, la somme des carrés des déviations de tous les caractères d'un individu par rapport aux moyennes des caractères de la race ou de l'espèce même en question aura toujours la valeur la plus petite. On peut ainsi faire des déterminations précises des individus même là où les races ne se distinguent entre elles, comme chez les harengs, que par les caractères moyens.

Même dans les cas douteux dont nous avons parlé, on peut déterminer l'espèce du lièvre par le crâne à l'aide de la méthode des moindres carrés de Heincke. Supposons que nous avons devant nous un crâne (le № 1907 du Musée Zoologique de l'Académie des Sciences) dont les 8 mensurations disposées dans l'ordre indiqué plus haut sont les suivantes: 39; 49; (ind. I = 79½); 7,5; 12; (ind. II = 62½); 17,5; 31; (ind. III = 56½); 40; 47; (ind. IV = 83½). Les deux premiers indices de ce crâne ne sont pas caractéristiques; les deux autres sont propres au crâne du lièvre commun, mais cela est plutôt contredit par la longueur trop grande du palais dur (7,5). Déterminant alors les déviations de ces mensurations par rapport aux caractères moyens que nous avons évalués plus haut pour le lièvre commun et variable, et faisant la somme des carrés de ces dévations, nous avons pour les déviations des moyennes de *Lepus timidus* $\Sigma\alpha^2 = 60{,}05$ et pour celles de *Lepus europaeus* $\Sigma\alpha^2 = 28{,}55$. Il est manifestement

hors de doute que le crâne examiné appartient à la dernière espèce.

Ainsi l'étude d'un nombre assez grand de crânes de nos lièvres européens nous a montré qu'il n'y a entre les deux espèces aucune différence absolue, mais qu'il existe au contraire des différences relatives qui se réduisent aux différences entre les moyennes de certains caractères et qui sont né anmoins complètement suffisantes pour la diagnose de l'espèce par le crâne. Les séries des indices d'une espèce dépassent toujours la limite des indices de l'autre espèce et se confondent avec elles: pour désigner ce phénomène, de Vries a proposé un terme spécial: variabilité transgressive (32).

Il n'est pas douteux que le même caractère ne nous soit présenté par les différences craniologiques entre de nombreuses autres espèces voisines des Mammifères, de sorte que les espèces de *Lepus* que nous avons étudiées ne présentent pas d'exception à cet égard; indiquons encore deux exemples que nous trouvons cette fois dans la bibliographie, de différences pareilles entre les espèces voisines.

Prenons le bison d'Amérique (*Bison americanus*) et le zubre (*B. bonasus*) dont les différences craniologiques ont déjà attiré l'attention de Cuvier (5), Rütimeyer (28) et Hilzheimer (11), quoiqu' aucun des trois n'ait réussi à en trouver la formule précise; Allen (1) nie même en général l'existence de différences entre les crânes de ces deux espèces. Cependant nous trouvons dans le travail de ce dernier auteur une série de mensurations de crânes des deux espèces du genre *Bison* qui nous permettent d'établir deux indices présentant le même caractère que les indices distinctifs du genre *Lepus*.

Le premier indice concerne le rapport de la longueur du nez à celle du front, le deuxième est le rapport entre la longueur et la plus petite largeur du front. Si nous calculons ces indices d'après les mensurations d' Allen (pour les mâles seuls), nous aurons les séries suivantes:

	B. americanus	*B. bonasus*
(1)	$69^1/_4$—$93^1/_2$ (M = 81,32)	$67^3/_4$—80 (M = 73,43)
(2)	102—$118^1/_2$ (M = 111,30)	$92^1/_2$—$100^1/_2$ (M = 98,87).

Ces deux indices font prévoir que, si nous avions assez de matériaux pour l'étude des crânes de ces deux formes, nous pourrions indiquer même ici des indices aussi caractéristiques que pour les crânes des lièvres. Mais on peut voir même d'après les renseigements bibliographiques que les différences craniologiques entre les espèces du genre *Bison* présentent probablement le même caractère transgressif que les différences entre les espèces du genre *Lepus*.

Dans l'exemple suivant, il s'agit de différences pareilles entre le loup et le chacal. Ainsi que Hiltzheimer vient de le montrer récemment dans sa monographie sur les chacals de l'Afrique du Nord (10), au point de vue de la craniologie „les loups et les chacals empiètent par leurs limites les uns sur les autres" et „il n'y a aucune limite nette entre les loups et les chacals" (p. 80).

Cependant l'auteur indique lui-même sur le tableau III de son travail 4 indices qu'il a calculés pour une série de crânes de loups et de chacals, et qui représentent les rapports entre les différents éléments de l'orbite; on y trouve des nombres suivants:

	1	2	3	4
loups:	1,23—1,56	1,03—1,28	1,11—1,32	1,31—1,46
chacals:	1,00—1,28	0,90—1,13	1,00—1,29	1,40—1,69.

Ainsi ces indices nous démontrent que ce sont seulement les différences craniologiques absolues qui manquent entre les loups et les chacals, mais que ces deux formes présentent néanmoins entre elles des différences, celles de leurs caractères moyens, qui se confondent entre elles à la limite. En un mot, nous observons dans ce cas-là les mêmes rapports que dans les cas antérieurs.

Tout ce que nous avons exposé jusqu'ici nous montre qu'il ne faut pas croire que des différences craniologiques absolues doivent toujours exister entre les espèces voisines, dans bien des cas elles manquent même complètement, c'est-à-dire que toutes les différences qu'on peut apercevoir se bornent à des différences relatives entre les moyennes de certains caractères (variabilité transgressive de de Vries).

Revenant à présent à la question des différences craniologiques entre les races, nous devons supposer déjà à priori que les différences craniologiques absolues sont ici très peu probables, car ces différences n'existent pas d'une façon nécessaire même entre les espèces voisines. Nous ne pouvons demander davantage aux races d'une même espèce qu'à des espèces voisines indépendantes. Donc, en ce qui concerne les races domestiques, il ne s'agit que de savoir s'il y a ici la même chose que chez les espèces des genres *Lepus*, *Bison*, *Canis*, c'est-à-dire de simples différences relatives entre les moyennes de certains caractères. Nous devons nous occuper à présent de cette question en tant qu'elle concerne les races du lapin.

Avant de parler des résultats relatifs aux crânes de lapins, je dois indiquer tout d'abord les difficultés que j'ai rencontrées à Pétrograde pour me procurer ce matériel.

Malgré les nombreuses demandes verbales et par écrit que j'ai adressées à des sociétés d'élevage de lapins et à des propriétaires faisant de cet élevage, je n'ai réussi à obtenir en un an et demi que près de 40 têtes de lapin qui appartiennent, il est vrai, sans aucun doute aux lapins de race. Je n'en ai étudié que trente, qui se distribuent par races de la façon suivante:

6 crânes de lapins de Flandre,
3 crânes de lapins argentés de Champagne,
2 crânes de lapins d'Angora,
14 crânes de lapins argentés riches,
3 crânes de lapins polonais et
2 crânes de lapins russes.

Ce nombre est très peu considérable, et complètement insuffisant pour l'établissement des particularités craniologiques de chaque race. Cependant, le but que j'ai poursuivi était beaucoup plus simple: je n'ai cherché notamment qu'à établir s'il y a en général des différences craniologiques entre les races de lapins, et, si ces différences existent, en quoi elles consistent. Pour la solution de cette question, on pouvait se borner à l'examen même de ce nombre relativement restreint des crânes que j'avais à ma disposition, car ce n'est point à établir la

formule craniologique de chaque race, si l'on peut s'exprimer ainsi, que j'ai cherché dans ce travail.

Le sexe des individus dont on m'a envoyé les crânes n'était pas toujours déterminé. Cependant cette circonstance n'a pas d'importance, car un nombre d'auteurs antérieurs ont déjà noté l'absence des différences sexuelles chez les rongeurs. Pour vérifier le fait, j'ai calculé séparément pour chaque sexe les moyennes de nombreuses mensurations de crânes de lièvre (v. les tableaux 1—2); leur comparaison m'a montré que ce ne sont peut-être que les mensurations de la boîte crânienne qui sont plus petites chez les femelles que chez les mâles (comparez par exemple les moyennes des mensurations 7, 8, 52 chez le lièvre variable, 4, 28 chez le lièvre commun, 51 chez les deux espèces) mais ces différences sont si peu considérables qu'on peut les négliger complètement.

On peut déjà voir, sur les reproductions photographiques représentées sur les fig. 5—21 des crânes de différentes races du lapin, que ces crânes diffèrent nettement les uns des autres. Pour trouver ce qu'il y a d'essentiel dans ces différences, j'ai mesuré les crânes du lapin selon la même méthode que les crânes de lièvre; les mensurations ainsi observées sont indiquées sur le tableau 3.

On a ensuite rapporté de la même façon qu'auparavant les mensurations les unes aux autres, en les représentant sous la forme d'indices. Ce ne sont point les mensurations individuelles des crânes, mais les mensurations moyennes de chaque race, représentées également sur le tableau des mensurations sous la lettre M, qui ont été tout d'abord comparées entre elles.

La plupart des indices ainsi calculés ne présentent pas d'intérêt au point de vue de la distinction de races. Les uns d'entre eux ne varient que très peu chez différentes races et paraissent être presque constants chez tous les représentants de l'espèce *Oryctolagus cuniculus*: nous pouvons citer comme exemple le rapport des longueurs de l'inion au point zygomatique (26) et du point zygomatique au point alvéolaire (27) qui varie en moyenne de 56 à 59, le rapport de la plus petite largeur de l'os frontal à la longueur du même os (58:14) qui varie de 33 à 35½, etc. D'autres indices étaient plus variables chez diffé-

rentes races, mais ces variations étaient parallèles aux variations de la grandeur générale du crâne chez les mêmes races, de sorte qu'ils ne présentaient rien de caractéristique.

Sur le tableau des mensurations 3, les crânes de différentes races sont disposés dans l'ordre même de leur taille: les lapins de Flandre précèdent les lapins de Champagne [1]), ensuite viennent les lapins d'Angora et les lapins argentés, dont les sept premiers sont plus grands que les sept autres, et enfin viennent les lapins polonais et russes qui terminent la série.

Prenons à présent le rapport de la plus grande largeur du crâne (50) à la longueur basilaire (1). Il présente en moyenne le caractère suivant: lapins de Flandre $55^3/_4$, de Champagne $56^1/_2$, d'Angora $58^1/_2$, sept premiers lapins argentés 57, sept derniers lapins argentés $60^1/_2$, lapins polonais 61, et lapins russes 59. Prenons un autre exemple, le rapport de la largeur du museau entre les alvéoles (54) à la longueur du palais (17). Les variations que ce rapport présente chez les différentes races sont les suivantes: lapins de Flandre $63^1/_4$, de Champagne $67^3/_4$, d'Angora $67^1/_2$, argentés $69^1/_4$, polonais $73^1/_2$, russes 72.

Ces indices et nombre d'autres indices pareils présentent un exemple des caractères qui varient avec la grandeur générale du crâne.

Si nous devions nous borner aux exemples qui viennent d'être indiqués, l'opinion de Klatt (12) d'après laquelle les différences craniologiques entre les races peuvent être attribuées aux variations de la taille de leurs représentants recevrait une confirmation complète. Cependant cette opinion est foncièrement inexacte, et nous allons indiquer une série d'indices qui caractérisent les races indépendamment de leur taille. Il est nécessaire d'avoir pour cela en vue non seulement les indices moyens de chaque race, mais aussi les indices individuels de chaque crâne.

La première de ces différences concerne le rapport de la partie cérébrale du crâne à la partie faciale et apparaît surtout

[1]) Dès ce moment nous appellerons les lapins argentés de Champagne simplement lapins de Champagne, et les lapins argentés riches—lapins argentés.

nettement si l'on compare entre elles les longueurs latérales des parties cérébrale (28) et faciale (29) du crâne. Après avoir calculé ces indices, nous avons:

lap. de Flandre — 73 1/2, 71 1/2, 69 1/2, 70, 73 1/2, 69 1/2,	donc 69 1/2 — 73 1/2	(M = 71 1/4)
lap. de Champagne — 77, 76, 75,	donc 75 — 77	(M = 76)
lap. d'Angora — 80 1/2, 79,	donc 79 — 80 1/2	(M = 79 3/4)
lap. argentés — 71, 72 3/4, 76 1/4, 74 1/4, 76 1/2, 72 3/4, 72 1/4, 75, 80 1/2, 77, 77 1/4, 79 3/4, 78, 78,	donc 71 — 80 1/2	(M = 75 3/4)
lap. polonais — 79, 80 1/2, 81 1/2,	donc 79 — 81 1/2	(M = 80 1/3)
lap. russes — 82, 82,	donc 82	(M = 82).

Ainsi cet indice atteint ses dimensions les plus petites chez les lapins de Flandre et les plus grandes chez les lapins russes, mais, quant aux autres races, ses variations ne dépendent pas de la taille des individus: malgré la différence de taille, les lapins de Champagne et les lapins argentés sont voisins à cet égard les uns des autres, et les lapins d'Angora, voisins par leur taille des lapins de Champagne, se rattachent à cet égard aux races les plus petites. D'ailleurs, comme chez les lièvres, cette différence n'est que relative, c'est-à-dire qu'elle se réduit à la différence dans les caractères moyens, car les membres extrêmes de chaque série dépassent ordinairement les limites des indices d'autres races.

La deuxième particularité, aussi caractéristique et aussi indépendante de la taille générale, consiste dans le rapport entre la longueur mesurée de la base de l'épine palatine jusqu'au point alvéolaire (6) et la distance du même point jusqu'au basion (7). Cet indice présente chez les représentants de différentes races l'aspect suivant:

lap. de Flandre — 106, 108, 109 1/2, 103 1/2, 109 1/2, 107,	donc 103 1/2 — 109 1/2	(M = 107 1/4)
lap. de Champagne — 107, 102 1/2, 100,	donc 100 — 107	(M = 103)
lap. d'Angora — 94, 91 1/2,	donc 91 1/2 — 94	(M = 92 3/4)

lap. argentés — 96¼, 96¼, 96, 94, 98¾, 96¼, 98¾, 102¾, 102¾, 104, 97¼, 100, 100, 102¾, donc 94 — 104 (M = 99)

lap. polonais — 100, 96, 93¾, donc 93¾ — 100 (M = 96½)

lap. russes — 100, 94¼, donc 94¼ — 100 (M = 97).

Ainsi, nous pouvons partager sous ce rapport tous les crânes en trois groupes: un groupe à indices plus grands que 100, celui des lapins de Flandre et de Champagne, un autre groupe à indices oscillant autour de 100 et qui renferme les lapins argentés, russes et polonais, et enfin les lapins d'Angora forment le troisième groupe où cet indice s'approche de 90. On peut voir nettement sur les crânes des argentés que cette différence ne dépend pas de la grandeur générale du crâne: les sept crânes du second groupe (9—16) sont plus petits, mais l'indice obtenu est chez eux de plus de 100; les crânes du premier groupe (1—7) sont au contraire plus grands, mais ils présentent un rapport inverse des mensurations étudiées.

Deux autres particularités sont concentrées dans la région du palais et concernent: 1°) le rapport de la longueur de la région palatine du palais dur (20) à la longueur de sa région maxillaire (21), et 2°) le rapport entre les largeurs antérieure et postérieure de la série dentaire (70:71). Dans ce cas, nous avons:

(21 : 20)

lap. de Flandre — 111, 111, 200, 160, 90, 125, donc 90 — 200 (M = 133)

lap. de Champagne — 122, 143, 114, donc 114 — 143 (M = 126)

lap. d'Angora — 60, 78, donc 60 — 78 (M = 69)

lap. argentés — 100, 86, 44½, 133, 86, 100, 116½, 133, 143, 100, 100, 75, 100, 100, donc 44½ — 143 (M = 101)

lap. polonais — 66½, 66½, 75, donc 66½ — 75 (M = 69⅓)

lap. russes — 40, 62½, donc 40 — 62½ (M = 51¼)

(70 : 71)

lap. de Flandre—93, 84, 84, —, 90 1/2, 79 1/2, donc 79 1/2 — 93 (M = 86)

lap. de Champagne — 93 1/2, 89 1/2, 89 1/2, donc 89 1/2 — 93 1/2 (M = 90 3/4)

lap. d'Angora—96 1/2, 89 1/2, donc 89 1/2 — 96 1/2 (M = 93)

lap. argentés — 96 1/2, 81 1/2, 84 1/2, 92 1/2, 92 1/2, 85 1/4, 84 1/2, 82, 85 1/4, 84, 85 1/4, 84, 85 1/4, 92 1/2, donc 81 1/2 — 96 1/2 (M = 86 3/4)

lap. polonais — 84 1/2, 77, 82 1/2, donc 77 — 84 1/2 (M = 81 1/3)

lap. russes 82, 77, donc 77 — 82 (M = 79 1/2).

Quant au premier de ces indices, nous voyons ici à peu près la même chose que dans le cas du rapport des longueurs des parties cérébrale et faciale du crâne : cet indice atteint sa valeur la plus grande chez les lapins de Flandre et de Champagne et la valeur la plus petite chez les lapins russes et polonais auxquels se joignent les lapins d'Angora. Quant au second indice, on observe sa valeur la plus grande chez les lapins d'Angora et de Champagne, ensuite viennent les lapins argentés et les flandres, et enfin la valeur la plus petite de cet index se rencontre chez les lapins russes et polonais. Certainement, ces groupes sont liés entre eux par des passages graduels ne présentant de différences que dans leurs caractères moyens.

La dernière particularité caractéristique, qui se rapporte aussi à la partie faciale du crâne, concerne le rapport de la longueur de l'arc zygomatique (36) à la longueur diagonale de l'os nasal (35). Calculant cet indice, nous avons :

lap. de Flandre — 89, 82, 87 1/4, 92, 91 3/4, 93, donc 82 — 92 (M = 89)

lap. de Champagne — 92 3/4, 99, 97 3/4, donc 92 3/4 — 99 (M = 96 1/2)

lap. d'Angora — 87 1/4, 90 1/4, donc 87 1/4 — 90 1/4 (M = 88 3/4)

lap. argentés — $92^1/_4$, —, —, —, 92, $94^1/_4$, $95^1/_4$, $91^1/_2$, $97^1/_2$, $101^1/_4$, 91, 100, $97^1/_2$, $90^1/_2$, donc $90^1/_2$ — $101^1/_4$ (M = $94^3/_4$)

lap. polonais — 92, 96, $94^1/_4$, donc 92 — 96 (M = 94)

lap. russes — $89^3/_4$, $93^1/_2$, donc $89^3/_4$ — $93^1/_2$ (M = $91^3/_4$).

Nous devons opposer ici aussi les lapins de Flandre et d'Angora, où cet indice est en moyenne moins de 90, à toutes les autres races, où cet indice est, au contraire, en moyenne plus grand que ce nombre.

La partie cérébrale du crâne présente beaucoup moins de particularités caractéristiques pouvant servir à distinguer les races entre elles. On rencontre parmi ces particularités deux indices qui se rapportent à l'occiput et qui sont plus importants que les autres: le premier indice représente le rapport de la grande hauteur de l'occiput (41) à la plus grande largeur de celui-ci (52), et le second indice concerne le rapport entre le petite hauteur de l'occiput (42) et la hauteur de l'orifice occipital (43). Sans indiquer ici les valeurs de ces indices chez différents individus, nous avons:

	Lapins de Flandre:	de Champagne:	d'Angora:
(41 : 52)	$64^1/_4$ — 72 (M = $68^1/_2$)	$66^1/_2$ — 73 (M = $70^1/_2$)	$66^1/_2$ — $68^3/_4$ (M = $67^1/_2$)
(42 : 43)	$95^1/_2$ — 165 (M = $131^1/_2$)	87 — $95^1/_4$ (M = $92^1/_2$)	91 — 110 (M = $100^1/_2$)

	Argentés:	Polonais:	Russes:
(41 : 52)	63 — $72^1/_2$ (M = $67^3/_4$)	75 (M = 75)	$72^1/_4$ — 73 (M = $72^1/_2$)
(42 : 43)	59 — 100 (M = 81)	70 — 90 (M = $80^1/_3$)	90 (M = 90).

Ainsi ces deux indices sont complètement identiques chez la plupart des races, mais les lapins polonais et russes occupent une place à part par rapport au premier de ces indices, et les lapins de Flandre occupent une situation pareille par

rapport au second indice. Il est possible, d'ailleurs, que ces deux circonstances se trouvent en rapport avec la grandeur des crânes, car dans un cas ce sont les crânes les plus petits qui s'écartent des autres, dans l'autre cas ce sont au contraire les crânes les plus grands qui se placent à part.

Ainsi, nous avons sept indices, et, après avoir éliminé les deux derniers, nous en avons cinq dont la signification est hors de doute, qui ne dépendent pas de la taille générale du crâne et qui permettent de faire une distinction entre les crânes des différentes races de lapins dont nous avons réussi à étudier les représentants. Certainement, le nombre trop peu considérable des crânes étudiés peut soulever un doute: jusqu'à quel point tous ces indices sont-ils bien caractéristiques? Cependant ce qui nous importe surtout, ce n'est point l'établissement des différences craniologiques entre les races du lapin, mais la question de savoir en quoi consistent ces différences. C'est pourquoi il nous est complètement indifférent, à notre point de vue, que tous les indices indiqués plus haut aient une valeur réelle, ou que l'étude d'un nombre plus grand de crânes puisse en faire remplacer une partie par d'autres. Ces indices nous montrent la nature même des différences craniologiques entre les races de lapins et il ne peut y avoir aucun doute sur la signification, quoique partielle peut-être, de ces indices.

Ce qui est surtout démonstratif à cet égard, c'est cette analogie que nous pouvons facilement remarquer entre les indices caractéristiques des espèces de lièvres, d'une part, et ceux des races de lapin, d'autre part. Pour évaluer les indices des premières, nous nous sommes servis des mensurations suivantes: longueur latérale des parties cérébrale et faciale du crâne, longueur du palais dur et largeur de l'orifice incisif, longueur de la série dentaire et du diastème, longueur de l'arc zygomatique et longueur diagonale de l'os nasal. Quant aux indices caractéristiques des races de lapin, nous choisissons aussi les longueurs latérales des parties cérébrale et faciale du crâne, les distances entre la base de l'épine palatine et le point alvéolaire et entre ce point-ci et le basion, les rapports entre les régions du palais dur et entre les largeurs antérieure et postérieure de la série dentaire, de nouveau la longueur de l'arc zygomatique

et la longueur diagonale de l'os nasal, et aussi les deux indices indiqués plus haut de l'os occipital.

Cette circonstance a été déjà remarquée par Darwin (6), qui dit que les espèces des lièvres se distinguent les unes des autres surtout par les mêmes caractères par lesquels se distinguent aussi les lapins domestiques. Quant à l'opinion de Darwin sur les différences qui séparent les crânes des lapins domestiques les uns des autres, elle a provoqué, comme nous l'avons déjà indiqué, une vive critique de la part de H. Nathusius (21). A présent, nous devons nous ranger définitivement du côté de Darwin contre Nathusius. Autre chose est de savoir jusqu'à quel point sont exactes les distinctions indiquées par Darwin, dont il est difficile d'admettre un grand nombre. Ce n'est point de cela qu'il s'agit. Ce qui est important, c'est la présence de certaines différences craniologiques entre les races et leur analogie avec les différences semblables entre les espèces: c'est ce qui n'a point échappé à l'oeil perspicace de Darwin.

Ainsi nous pouvons dire à présent que les différences craniologiques entre les races du lapin ont le même caractère que les différences pareilles entre les espèces voisines, par exemple entre les espèces de lièvres, et qu'elles se présentent sous forme de différences entre les valeurs moyennes de certaines particularités, c'est-à-dire qu'elles ont un caractère transgressif. Cependant, en parlant de cela, nous devons mentionner encore une particularité qui apparaît surtout sur les crânes des lapins argentés riches.

Nous en avions 14 exemplaires dont les sept premiers (1—7) provenaient d'une propriété du gouvernement de Vitebsk (envoi de M. Alexéeff), et les sept autres (9—16) d'une autre propriété (M-me Wisental) située à Pétrograde. Entre ces deux groupes de lapins on observait, comme il a déjà été indiqué plus haut, une différence notable de taille; en outre, les représentants de chaque groupe, très pareils entre eux, se distinguaient à la simple vue de ceux de l'autre groupe (comparez les fig. 10—12 et 13—15).

Les mensurations prises sur ces crânes ont permis de constater d'une façon encore plus nette la présence d'une différence entre ces groupes, qui n'était pas d'ailleurs déterminée par celle de la taille des individus. Ainsi, parmi nos indices caractéristiques, le rapport des longueurs de la base de l'épine palatine jusqu'au point alvéolaire et jusqu'au basion (6:7) est, comme nous l'avons indiqué plus haut, au dessous de 100 dans le premier groupe de sept lapins; il est au dessus de ce nombre dans le second groupe, quoique les lapins de ce groupe aient une taille plus petite. On peut constater la même chose par rapport à d'autres particularités: si nous prenons par exemple le rapport de la longueur du palais dur à sa largeur (19:69), nous avons pour les sept premiers crânes la série $48^1/_4$—$53^3/_4$ (M=51), et, pour les sept derniers, nous obtenons la série $53^3/_4$—$66^1/_2$ (M = 58); l'indice analogue de l'os interpariétal (56:12) forme chez les premiers la série 28—39 (M=$35^1/_2$), et chez les derniers la série $33^1/_2$—$44^1/_2$ (M=40).

Ces exemples suffisent pour nous montrer que des différences craniologiques assez essentielles peuvent parfois avoir lieu dans les limites d'une seule race. D'ailleurs, en réfléchissant à ce qui se passe, nous comprendrons vite qu'il ne peut en être autrement. En effet, dans la nature les représentants de chaque espèce ne se croisent qu'avec leurs semblables et les croisements entre les espèces voisines se produisent très rarement. Au contraire, une chose tout différente a lieu pour nos animaux domestiques, dont les croisements sont réglés par l'homme: les croisements des individus les plus différents sont alors très fréquents, et des formes rapportées à une même race ont parfois une histoire d'évolution tout différente.

C'est ce qui a lieu dans le cas examiné: la différence entre les crânes des lapins argentés envoyés de deux propriétés différentes s'explique par les différents croisements qui se sont produits dans ces propriétés; c'est ce qui a déterminé l'apparition de certaines particularités propres à chaque groupe de lapins, quoique ces lapins soient identiques entre eux sous tous les autres rapports. Ce qui a probablement favorisé l'apparition de cette différence, c'est que le caractère „argenté“ appartient au nombre des caractères dominants: c'est ce qui permet aux lapins argentés

de se mélanger facilement avec des lapins d'autres races sans perdre la coloration de leur pelage. Au contraire le caractère Angora" du pelage est récessif, c'est pourquoi peut-être les crânes de cette race se distinguent nettement de ceux d'autres races.

Ainsi, nous devons ajouter que les caractères craniologiques des races du lapin se distinguent des caractères spécifiques par leur constance moins grande, ce qui s'explique par les croisements continuels des races entre elles. Et c'est précisément le but principal de notre travail que d'établir les façons dont se transmet le type du crâne pendant ces croisements.

Jusqu'à quel point peut-on étendre ces considérations à d'autres animaux domestiques que le lapin? Pour avoir la réponse à cette question, nous devons consulter cette fois les renseignements bibliographiques, qui sont très incomplets, et, en particulier, c'est seulement pour les chiens que nous avons un nombre suffisant d'observations sur les dimensions des crânes de différentes races, indiquées dans le travail de Studer sur les chiens préhistoriques (31).

Nous avons utilisé ces observations en choisissant parmi les races étudiées par Studer seulement les races suivantes: roquet, pintcher, basset, chien d'arrêt, Terre-Neuve et Saint-Bernard. Notons que, par la grandeur générale de leur crâne, les représentants de ces races se disposent dans le même ordre; la longueur basilaire moyenne des crânes étudiés par Studer de ces races présente l'aspect suivant: roquets 130,16; pintchers 135,42; bassets 135,60; chiens d'arrêt 189,14; Terre-Neuve 192,66; et Saint-Bernard 206,93.

Studer a effectué sur le crâne 20 mensurations seulement: c'est pourquoi le nombre des indices qu'il est possible d'établir est aussi peu considérable. La plupart d'entre elles se sont trouvées peu caractéristiques de races, car elles varient avec la dimension du crâne. Ainsi, le rapport de la plus grande largeur du crâne à sa longueur basilaire (10:1) est en moyenne le suivant chez les différentes races: roquets 69,33; pintchers 67,32; bassets 67,40; chiens d'arrêt 60,46; Terre-Neuve 63,16; Saint-Bernard 64,00. Un autre exemple: le rapport de la pe-

tite largeur de l'os frontal à sa largeur entre les processus orbitaux (11:12) présente l'aspect suivant: roquets 77,16; pintchers 77,14; bassets 76,90; chiens d'arrêt 67,78; Terre-Neuve 60,62; Saint-Bernard 64,00. Ces exemples nous démontrent nettement qu'il est peu commode de se borner à un petit nombre de mensurations: des 20 indiquées par Studer, plus de la moitié sont peu caractéristiques, ne représentant qu'une sorte de fonction de la grandeur générale du crâne.

Cependant, en outre de ces indices, nous en trouvons dans ce travail plusieurs qui caractérisent les différentes races d'une façon indépendante de leur taille. Indiquons-en deux surtout caractéristiques des chiens: le premier concerne le rapport des longueurs des parties faciale et cérébrale du crâne (15:14), le second représente le rapport de la largeur du palais à la longueur de celui-ci (7:6). Les variations et les moyennes qu'ils donnent chez les races choisies par nous sont les suivantes:

	roquets:	pintchers:	bassets:
(15:14)	$79^3/_4$—92 (M = 89,16)	$84^1/_2$—100 (M = 88,96)	$90^1/_2$—100 (M = 94,95)
	chiens d'arrêt:	Terre-Neuve:	St-Bernard:
(15:14)	$89^1/_2$—$99^1/_2$ (M = 95,28)	$82^1/_2$—$98^1/_2$ (M = 90,50)	$83^1/_2$—$111^3/_4$ (M = 98,36)
	roquets:	pintchers:	bassets:
(7:6)	$56^1/_2$—64 (M = 59,75)	$54^1/_4$—$67^1/_4$ (M = 59,92)	$48^3/_4$—59 (M = 54,75)
	chiens d'arrêt:	Terre-Neuve:	St-Bernard:
(7:6)	$49^1/_2$—$54^1/_2$ (M = 52,28)	46—56 (M = 52,00)	50—$61^1/_2$ (M = 55,83).

Ce qui saute aux yeux à l'examen de ces indices, c'est leur ressemblance chez les roquets et les pintchers, d'une part, et chez les bassets et les chiens d'arrêt, d'autre part, quoique les trois premières races soient très voisines les unes des autres comme taille tandis que les chiens d'arrêt sont beaucoup plus grands que les roquets, les pintchers ou les bassets. On ne peut manquer de mettre cela en relation avec ce

fait que, d'après Studer, les roquets et les pintchers sont surtout voisins les uns des autres et se rapportent à un groupe de chiens (*C. palustris*), tandis que les bassets et les chiens d'arrêt représentent d'une façon analogue un autre groupe (*C. intermedius*). En somme, nous avons dans ces indices des différences craniologiques qui ne dépendent pas de la taille et qui présentent absolument le même caractère relatif que chez les lapins.

La ressemblance que présentent à cet égard des animaux aussi peu semblables entre eux sous beaucoup de rapports que les lapins et les chiens nous permet sans aucun doute d'étendre à tous nos animaux domestiques la conclusion à laquelle nous sommes arrivé relativement à l'existence de caractères craniologiques particuliers propres à chaque race de ces animaux.

Planches des mensurations.

1. Lep

	–	5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂	15 ♀
1	Longueur basilaire	70,5	74	77	77	78	83
2	„ basale	72	76,5	79,5	78,5	81	85,5
3	Plus grande longueur du crâne	91	95,5	99,5	98	99	104
4	Longueur supérieure du crâne cérébral	64,5	67	71,5	69	70,5	71
5	„ „ „ „ facial	42	45	46,5	48	47	49
6	Distance entre le point alvéolaire et la base de l'épine palatine	36,5	37,5	39	40	40,5	43,5
7	Distance entre le basion et la base de l'épine palatine.	37,5	41	43	42	43,5	45
8	Axe basicranial	24	26,5	27	26	27,5	27
9	„ basifacial	52,5	53,5	57	58	57	62
10	Distance entre l'inion et la lambda	15	13	15	14	14	14
11	Longueur de la plateforme occipitale	—	—	—	—		—
12	„ de l'os interpariétal	—	—	—	—	—	
13	„ de la suture sagittale	19	20	20	22	19,5	20,5
14	„ „ „ „ frontale	37	39	42	40,5	42	40,5
15	„ „ „ „ nasale	29	32	32	35	31,5	33
16	„ de l'orifice nasal	13	14	15,5	14,5	15	14,5
17	„ du palais	33.5	34	36	37	36	39
18	„ de l'orifice incisif	22	24	23,5	26	24	26,5
19	„ du palais dur	7,5	7	7,5	7,5	7,5	8
20	Distance entre la base de l'épine nasale et la suture maxillo-palatine	5,5	5	6	5,5	5,5	6,5
21	Distance entre la base de l'épine palatine et la suture maxillo-palatine	2,5	2,5	2	2	2	2

i d u s L.

	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
	73	78	74	75,5	75,77	70	74	80	77	75,5	77	78,5	79	76,5	76,50	76,19
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	65	66,5	66,5	69	67,50	64,5	66	70,5	67	66	68,5	71	67,5	67	67,71	67,62
	45	46	47	49	46,77	45,5	44,5	50,5	48	48	45	48	47	48,5	47,00	46,90
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	24,5	27	25	26,5	26,05	24,5	24,5	27,5	24,5	25	25	27,5	25	26	25,55	25,76
	56	58	55	56	56,44	53,5	55	60	58,5	58	58,5	58	60,5	58	57,70	57,16
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	20	21	21	21	20,11	20	18,5	21,5	21,5	20,5	20	20	21,5	20	20,42	20,28
	37	38	38	39,5	39,16	37,5	39,5	41,5	37	37	41,5	41	38	39	39,16	39,16
5	33	32	30,5	33,5	32,05	32,5	31	36	33,5	33,5	30	34	35	35	33,20	32,71
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	24	23,5	24	23	23,88	22,5	23,5	27,5	24	24	25	25	25	24,5	24,62	24,30
	7	8	7	7,5	7,33	7	7,5	7,5	7,5	7	6,5	7,5	8	9	7,54	7,45
	5	6	4,5	5	5,22	5	5	6	5,5	5	4,5	5	5,5	6	5,41	5,33
	2	2	2,5	2,5	2,22	2	2	1,5	2	2	2	3	2,5	2,5	2,16	2,19

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂	15 ♀
22	Distance entre la base de l'épine palatine et le synchondrose sphéno-basilaire	27,5	29,5	31	30	30,5	3
23	Longueur des choanes	14,5	15	15,5	16,5	17	1
24	„ des os cunéiformes	18	21	20	19	20	2
25	„ du basioccipital	11,5	13,5	14	13	14	1
26	Distance entre l'inion et le point zygomatique	39,5	41	42	42	41	4
27	Distance entre les points alvéolaire et zygomatique.	67	68	72,5	72,5	72,5	7
28	Longueur latérale du crâne cérébral	37	37	39,5	39	38	3
29	„ „ du museau	42	43	45	44.5	45,5	4
30	„ de l'orbite	29	30,5	32,5	33,5	33	3
31	„ de la série dentaire	18,5	18,5	20	19,5	20	2
32	„ du diastème	25	27	27	29	27	2
33	„ supérieure de l'os intermaxillaire	47,5	50	53	54	55	5
34	„ inférieure de l'os intermaxillaire	19	19	20,5	20,5	20	2
35	Plus grande longueur de l'os nasal	36	39,5	40,5	42,5	43	4
36	Longueur de l'arc zygomatique	38	40	41	41—39	42	4
37	Distance entre l'arc zygomatique et l'orifice auditif	12	11,5	13	12—13	11.5	1
38	Longueur de la bulle tympanique	11,5	11	12	12	11,5	1
39	„ de l'arc supraorbitaire	—	—	20—21	—	20	—
40	„ de l'os lacrymal	—	—	—	16	—	
41	Grande hauteur de l'occiput	22	23	24	23	22	2
42	Petite hauteur de l'occiput	8.5	9,5	10,5	10	9,5	1
43	Hauteur de l'orifice occipital	14	13,5	13,5	13,5	12	1
44	Distance entre le synchondrose sphéno-basilaire et lambda	28	28	30	28	28	2

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36,5	37	37,5	37	37	37,16	36	36	38	36	38	36,5	39	36,5	38	37,33	37,26
45	42,5	45	44	45	44,44	42,5	43	48	45	45	42,5	47,5	47	45	45,00	44,76
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	17,5	20	18	19	19,00	18	18	20	20	19,5	19,5	20	19,5	20	19,50	19,28
28	27	28	27,5	27,5	27,44	26	27	28	27,5	27,5	27,5	28	29	28	27,66	27,57
53,5	51	54	54,5	53	52,88	50	52	57,5	54	53	52,5	54	56	52	53,25	53,09
19,5	20	20,5	19,5	21	19,89	19,5	20	21,5	20,5	21	20,5	21,5	21	22	20,83	20,42
40	40	40	39,5	39,5	40,22	39,5	39,5	45	42,5	40,5	39,5	43	42,5	43	41,37	40,88
42	41	41,5	38	40	40,27	37,5	40,5	42,5	41,5	40	41,5	42	42,5	42	40,92	40,64
11,5	11	11,5	11,5	11	11,66	11,5	—	12,5	12	11,5	12	12,5	11	11,5	12,09	11,90
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	15,5	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂
45	Distance entre le présphénoïde et la suture frontale	18	18,5	20	20	20
46	Distance entre la base de l'épine palatine et le nasion	24	25	26	25	26
47	Distance entre les bords antérieurs de l'orifice incisif et de la suture nasale	16,5	17,5	19	18,5	19,5
48	Distance entre le basion et le nasion	56	58	61	59,5	62
49	Hauteur de l'orbite	21	23	24	22	22
50	Plus grande largeur du crâne	48,5	47	49	49,5	47,5
51	„ „ „ „ „ cérébral	34	33	35,5	34	33,5
52	„ „ „ de l'occiput	28,5	29	30	30,5	30
53	Largeur du museau entre les orbites	35.5	36,5	40	39	37
54	„ „ „ „ „ alvéoles	28	28	28,5	29	28
55	Plus grande largeur de la plateforme occipitale	11	11,5	12	11	10,5
56	„ „ „ de l'os interpariétal	—	—	—	—	—
57	„ „ „ des os pariétaux	31,5	30,5	33	31	29.5
58	Plus petite largeur de l'os frontal	16,5	15	16,5	15	14.5
59	Largeur de l'os frontal entre les arcs supraorbitaires	28	31	32	—	32
60	Largeur de l'arc supraorbitaire	5,5 6	7	7	7,5	7–8
61	„ entre les extrémités postérieures des arcs supraorbitaires	31	—	35	34	35
62	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs supraorbitaires	—	—	29	—	28
63	Plus grande largeur des os nasaux	19	21	21	22	21,5
64	Largeur entre les extrémités postérieures des rameaux frontaux des os intermaxillaires	21,5	24	24	25	24
65	Largeur de l'orifice nasal	14	13	14	16	15
66	„ entre les angles externes des alvéoles de grandes incisives	9	9	10	9	10

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50	47,5	49	49	47,5	48,27	—	46,5	49	49	49	50	48	48	48	48,59	48,45
34	33,5	33	34	32,5	33,66	33	32	34,5	34	33	33	33	32	33	33,21	33,40
30.5	30	31	30	30	29,95	27,5	27,5	32	29,5	28,5	30,5	30	28,5	29,5	29,58	29,74
39	36	38,5	38	38,5	37,83	36	37	41	37	37,5	38,5	40	39	38,5	38.33	38,11
29	28	28,5	28,5	28	28,27	28	27,5	29	29	29	29	29	29	28	28,79	28,57
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	30	29	31	30	30,16	30	29	31	30	31	30	31	28,5	29	30,12	30,14
15	15,5	14,5	17	13,5	15,27	16,5	17	16	15	15,5	16	15	14	16,5	15,83	15,59
—	31	32	32	31	31,37	33	—	—	—	33	33	34	30	32	32,25	31,81
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	21	22	23	20	21,38	21	20	24,5	22	22,5	23	22,5	22	21	21,87	21,66
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15,5	14	13,5	—	14	14,25	15,5	—	16	14,5	15	14,5	16	15,5	13	15,00	14,66
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		5 ♀	2 ♂	1 ♂	21 ♀	10 ♂	1 ♀
67	Largeur entre les angles externes des alvéoles de petites incisives	4,5	4	4,5	4.5	5	
68	Plus grande largeur de l'orifice incisif	10	10,5	10	10	10	1
69	Largeur du palais dur	15	15	15,5	14.5	15	1
70	„ antérieure de la série dentaire	13,5	15	13.5	14	13,5	1
71	„ postérieure de la série dentaire	17	17,5	17	17,5	17,5	1
72	Plus grande largeur des choanes	11	11,5	11	12	11.5	1
73	„ „ „ entre les lames latérales des processus ptérygoïdes	21	20,5	22	22	23,5	2
74	Plus grande largeur du basioccipital	11	11	12	12	12	1
75	„ „ „ de la bulle tympanique	8	7	9	9	8	
76	„ „ „ de l'orifice occipital	11,5	11	12	11	11	1
77	Largeur entre les extrémités postérieures des arcs zygomatiques	43,5	42	44	43,5	42	
78	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs zygomatiques	35	35	37 ,5	36,5	37	3
79	Plus grande largeur de l'arc zygomatique	8	7,5—8,5	8	9,5	10—9	
80	„ „ „ de l'os lacrymal	—	—	—	9	—	

7 ♂	11 ♂	12 ♂	19 ♂	20 ♂	M ♂♂	3 ♀	4 ♀	8 ♀	9 ♀	13 ♀	14 ♀	16 ♀	17 ♀	18 ♀	M ♀♀	M (21)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10,5	10,5	9	10	9,5	10,00	10,5	9,5	10,5	8	10	11	10,5	10	9,5	10,00	10,00
16	14	15	15	14,5	14,94	14,5	14	15,5	14	14,5	15	15	15	14	14,75	14,83
—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-	-	—
—	-	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-	—	—	—	—	—
-	—	—	—	—	-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-	—
8,5	9	10.5	9	9	9,00	8,5	8,5—9	10	8—9	10—9,5	9—9,5	9	9	10	9,14	9,08
—	—	—	9	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,5	—	—

2. Lepus europa

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
1	Longueur basilaire	73,5	74,5	75	78,5	78,5	79	76,50	73	70	77,5	76	76
2	„ basale	75,5	76,5	78	80	80,5	81	78,58	—	—	—	—	—
3	Plus grande longueur du crâne	93,5	94	96	99	100	100,5	97,16	—	—	—	—	—
4	Longueur supérieure du crâne cérébral	64	66	67	67	71	70	67,50	65,5	63,5	70	69	66
5	Longueur supérieure du crâne facial	45	47,5	48	49,5	49,5	51,5	48,50	50,5	42	49	48	44
6	Distance entre le point alvéolaire et la base de l'épine palatine	38	38	39,5	39	40,5	41	39,33	—	—	—	—	—
7	Distance entre le basion et la base de l'épine palatine . . .	41	42	41	44	42	42,5	42,08	—	—	—	—	—
8	Axe basicranial	23,5	24,5	23	25	25	24,5	24,25	24,5	23	25,5	25,5	24
9	„ basifacial	56	57	58	59	60	62	58,66	57	54	59,5	59	57
10	Distance entre l'inion et la lambda	12	14	16	12	14	14,5	13,75	—	—	—	—	—
11	Longueur de la plateforme occipitale	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—
12	Longueur de l'os interpariétal .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	„ de la suture sagittale .	23	21	18	22	22,5	21,5—24	21,50	20,5	20,5	23	22,5	22
14	„ „ frontale .	33	37	40	39	42	39—41,5	38,50	36,5	38	38	39,5	38
15	„ „ nasale. .	32	33	35	33	32,5	34,5	33,33	37	26,5	33	35,5	29
16	„ de l'orifice nasal . .	13	14	14,5	15,5	16	16	14,83	—	—	—	—	—
17	„ du palais	35	35,5	36	36	38	38	36,41	—	—	—	—	—
18	„ de l'orifice incisif . .	24,5	24,5	26	25,5	26	27,5	25,66	27	25	26	26	26
19	„ du palais dur	6	6	5,5	5	6,5	6	5,83	5	5,5	6	7	5

uilonius Blas.

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
75.25	73	76	75	75	79	77	75	75	70,5	73	78	78	76	75,50	81	80	74,5	75,60
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67,37	69	68	67	68	68	68	64	65	62,5	67,5	69	71	65	67,05	73	68,5	71	67,53
47,37	48	50	47	48	52,5	51	50	54	43	48,5	51	48	51	48,97	49	53,5	47	48,27
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24,62	25	25	24,5	24,5	25	25	26	25,5	23	25	25	25	25	24,69	26	24	25,5	24,72
58,25	58	59	59	59,5	61	60,5	57	58	53	57	60,5	61	58,5	58,44	62,5	62,5	56,5	58,60
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21,25	22	21	21	21	22	22	21	22	21,5	20,5	20,5	22,5	20	21,30	22	22	20,5	21,31
39,06	40	38,5	39	41	38	38,5	36	36,5	36	40	40,5	41,5	37	38,52	40	39	42,5	38,87
32,56	33	36,5	33,5	34,5	40	37	36,5	43	28	32	36,5	35,5	36,5	34,88	36	38	34	34,36
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26,31	25	26	26,5	26	28	27	26	26	24	25	28	26	26	25.88	28	29	26	26,19
6,06	5	6	6,5	6	6,5	6,5	6,5	5,5	6	5	6	6	7	5,97	7	6,5	5	5,96

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
20	Distance entre la base de l'épine nasale et la suture maxillo-palatine	4,5	4,5	4	4	4	3	4.00	—	3,5	3	4	
21	Distance entre la base de l'épine palatine et la suture maxillo-palatine	1	1,5	1¾	1	2	2,5	1,62	—	2	3	3	
22	Distance entre la base de l'épine palatine et le synchondrose sphéno-basilaire	29,5	30	30	32	30	31,5	30,50	—	—	—	—	—
23	Longueur des choanes	15,5	16,5	17	17	17	18,5	16,91	—	—	—	—	—
24	„ des os cunéiformes .	19	19	17,5	20	19,5	19	19,00	—	—	—	—	—
25	„ du basioccipital . . .	11,5	13	12	13	13	12,5	12,50	—	—	—	—	—
26	Distance entre l'Inion et le point zygomatique	37	38	37,5	40	41	40,5	39,00	—	—	—	—	—
27	Distance entre les points alvéolaire et zygomatique	68,5	71	72,5	72,5	74	74,5	72,16	—	—	—	—	—
28	Longueur latérale du crâne cérébral	33	33,5	34	34,5	36	36	34,50	35	34	36,5	35	3
29	Longueur latérale du museau .	44	45	47	46	48	48	46,33	47	42	47,5	48	4
30	„ de l'orbite	30	31,5	30	32	33	33,5	31,66	—	—	—	—	—
31	„ de la série dentaire .	16,5	17,5	17,5	18,5	18	17	17,50	16,5	15,5	18	17,5	1
32	„ du diastème	28,5	27,5	29	29,5	30	32	29,41	29,5	27,5	28	28	2
33	„ supérieure de l'os intermaxillaire	51,5	52	57,5	55	59	58	55,50	57,5	49,5	58	57	5
34	Longueur inférieure de l'os intermaxillaire	21	22	22,5	23	23	23	22,41	23	20	22	22,5	1
35	Plus grande longueur de l'os nasal	42	42	46	41	44	45	43,33	47	36	43	45	4
36	Longueur de l'arc zygomatique .	35,5	38,5	39	39	41	40	38,83	36	34	39	39	3
37	Distance entre l'arc zygomatique et l'orifice auditif	11	11	10	10,5	10,5	12—11	10,75	—	10,5	11,5	—	10,5—
38	Longueur de la bulle tympanique.	11	10,5	10,5	11	12	12	11,16	—	—	—	—	—

16 ♂	M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
3	3,42	2,5	3 1/4	4	3,5	3 3/4	3,5	3,5	3	3,5	2 3/4	3 1/4	4	4,5	3,66	4	4	3	3,60
3	2,57	2	2,5	2 1/4	2,5	2,5	2,5	2,5	2 1/4	2,5	2	2,5	2	2,5	2,09	2,5	2	2	2,22
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35	35,00	36	34,5	35	33	36	36	34	34	35	36	36	36	35,5	34,88	39	38	36,5	35,22
46	46,12	46,5	48,5	47	47,5	49	48	45,5	45,5	40	44,5	48,5	49	47,5	46,50	49	50	44,5	46,53
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17,5	16,93	16	17	17,5	17	17	17	16,5	18	15,5	16,5	17,5	17	17,5	17,11	18	18,5	18	17,17
29	28,87	28	30	29	28,5	31	30	28,5	28	25,5	27	30	29,5	29,5	28,83	31	31,5	27	28,94
56	55,31	55	59	55	54,5	58	57	54,5	58	48	53	58	59	57	55,61	58	59	54,5	55,69
19	21,31	24	24	23	22,5	21	22	22,5	—	19	21	22,5	23	23,5	22,32	23,5	24	21	22,08
42,5	42,75	42	47	44	45	48	45	44	50,5	36	43	47	47	44,5	44,33	46,5	46,5	44,5	44,05
40	37,87	40	38,5	38	41,5	39	40	37,5	41	35,5	38,5	41	41	39	39,08	40	42	38,5	38,86
2,5	11,17	11	11,5	10—11	9—10	11	10,5	11,5	9,5	11	11	11	12,5	—	10,75	11,5—12	11	11,5	10,96
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
39	Longueur de l'arc supraorbitaire .	19,5-21	21,5	19,5	22	—	20,5	20,62	—	—	—	—	—
40	„ de l'os lacrymal . . .	16	—	—	16	16	17	16,20	—	—	—	—	—
41	Grande hauteur de l'occiput . .	22,5	21,5	22	23	24	22	22,50	—	—	—	—	—
42	Petite hauteur de l'occiput . . .	9	8	8,5	9	10	8,5	8,83	—	—	—	—	—
43	Hauteur de l'orifice occipital . .	12,5	13	12,5	13,5	13	13	12,91	—	—	—	—	—
44	Distance entre le synchondrose sphéno-basilaire et lambda .	27,5	28	28,5	29	30	28	28,50	—	—	—	—	—
45	Distance entre le présphénoïde et la suture frontale	18	18	19,5	19,5	21	21	19,50	—	—	—	—	—
46	Distance entre la base de l'épine palatine et le nasion	23	24	25,5	25	27,5	27	25,33	—	—	—	—	—
47	Distance entre les bords antérieurs de l'orifice incisif et de la suture nasale	18	19	19,5	20	20,5	21	19,66	—	—	—	—	—
48	Distance entre le basion et le nasion	55,5	57,5	57	59	62	60	58,50	—	—	—	—	—
49	Hauteur de l'orbite	22,5	23	23	23,5	23,5	24	23,25	—	—	—	—	—
50	Plus grande largeur du crâne .	44	45	46	46,5	48	49	46,41	—	45	—	46,5	46
51	Plus grande largeur du crâne cérébral	30,5	32	32	34	33,5	34	32,66	33,5	31,5	33	33	33
52	Plus grande largeur de l'occiput	28	27,5	26,5	29	30	29	28,33	29	28	29	29,5	29
53	Largeur du museau entre les orbites	37	37,5	37	38	40	40	38,25	—	36,5	—	36,5	37,5
54	Largeur du museau entre les alvéoles	26	27	27	27,5	28	27,5	27,16	25	26,5	29	27	26
55	Plus grande largeur de la plateforme occipitale	11	10,5	13	12	10	11	11,25	—	—	—	—	—
56	Plus grande largeur de l'os interpariétal	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
57	Plus grande largeur des os parietaux	28	28	29,5	30	29	31	29,25	27,5	29	29	28	27,5

16 ♂	M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	46,58	48,5	47	45,5	45,5	—	48	46	45	45,5	45	45,5	47,5	—	46,15	48,5	48	47	46,46
2,5	32,93	33,5	32,5	32	32	33,5	34	31,5	32	31	32	32,5	32	32	32,36	34	31,5	33,5	32,58
0,5	29,00	30	27	30	29	31	30	29	30,5	28	30	30	30	29	29,13	32	31	29	29,25
8	37,66	39	38	38	39	39	39	36	37	35	36	37	40,5	39	37,88	39,5	40	38	37,98
8	26,93	29	28	27,5	28	28	28	26	26	27	26	27	28,5	28,5	27,38	28	29	26,5	27,31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	28,50	30	29,5	28	27,5	30	28	—	28	—	28	26	29,5	30	28,68	31	30	31	28,85

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
58	Plus petite largeur de l'os frontal	13	14	15	15	14,5	15	14,41	13	15,5	13	14	16
59	Largeur de l'os frontal entre les arcs supraorbitaires . . .	27	29	27,5	31	—	32	29,30	28	27	27	28	28,5
60	Largeur de l'arc supraorbitaire .	7	7	5,5	7,5	7,5	7	6,91	—	—	—	—	—
61	„ entre les extrémités postérieures des arcs supraorbitaires	31	31	32	—	—	34	32,00	—	—	—	—	—
62	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs supraorbitaires	26	27	25	30	—	30	27,60	—	—	—	—	—
63	Plus grande largeur des os nasaux	20	22	23	20,5	24,5	25,5	22,58	23	20,5	20,5	21,5	21.5
64	Largeur entre les extrémités postérieures des rameaux frontaux des os intermaxillaires . . .	22	23	25	22,5	27	27,5	24,50	—	—	—	—	—
65	Largeur de l'orifice nasal . . .	14	14	15	15	17	16	15,16	15	13	15,5	15	14
66	„ entre les angles externes des alvéoles de grandes incisives	9	9,5	9	9,5	9,5	9	9,25	—	—	—	—	—
67	Largeur entre les angles externes des alvéoles de petites incisives	4	5	5	5,5	4,5	4,5	4,75	—	—	—	—	—
68	Plus grande largeur de l'orifice incisif	10	10,5	11,5	12	13	12	11,50	11,5	11	11,5	11	12,5
69	Largeur du palais dur	14	13,5	14,5	15	15	15	14,50	14	14	15	13,5	14
70	„ antérieure de la série dentaire	14	14	14	15	15	15	14,50	—	—	—	—	—
71	Largeur postérieure de la série dentaire	16,5	17	16	18	17,5	18	17,16	—	—	—	—	—
72	Plus grande largeur des choanes	12	10	11	12,5	12	12,5	11,66	—	—	—	—	—
73	Plus grande largeur entre les lames latérales des processus ptérygoïdes	—	20,5	23	21	23	22	21,58	—	—	—	—	—

M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
14,31	15	15	14	14,5	14	13	13,5	13	15	14	—	15,5	14	14,23	14	15	14	14,26
28,64	29	30	30	28	31	31	—	31	28	27	—	32	—	29,39	32	31,5	31	29,43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22,31	21,5	22	23	—	24	24	23	24	20	21	24	25	21,5	22,52	24	24	23	22,58
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14,50	14	15	15	14,5	15,5	14	13,5	13,5	13	15	15	14	15	14,55	14	16	14	14,55
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11,43	11,5	11	12	11,5	11	10,5	11	12	11	12	12	13,5	11,5	11,52	11,5	12	11	11,50
14,18	15	13,5	14,5	15	15	15	13,5	14	13,5	14	14,5	15	15	14,41	15,5	15,5	13	14,37
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

		9 ♀	8 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♀	1 ♂	M (6)	2 ♂	11 ♂	12 ♂	13 ♂	14 ♂
74	Plus grande largeur du basioccipital	10	11,5	11	12	12	11,5	11,33	—	—	—	—	—
75	Plus grande largeur de la bulle tympanique	8	8	7	8,5	9	8	8,08	—	—	—	—	—
76	Plus grande largeur de l'orifice occipital	11	11	10	12,5	12,5	12,5	11,58	—	—	—	—	—
77	Largeur entre les extrémités postérieures des arcs zygomatiques	—	—	39	—	43	42,5	—	—	—	—	—	—
78	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs zygomatiques .	34	36	36	37	37,5	37	36,25	—	—	—	—	—
79	Plus grande largeur de l'arc zygomatique	7,5	8	9—8,5	7,5	9	9,5	8,37	—	8,5	8	9	8
80	Plus grande largeur de l'os lacrymal	9	—	9	9	9	10	9,20	—	—	—	—	—

5	M ♂♂	19 ♀	20 ♀	21 ♀	22 ♀	24 ♀	27 ♀	29 ♀	30 ♀	31 ♀	33 ♀	34 ♀	35 ♀	36 ♀	M ♀♀	37 ?	38 ?	39 ?	M (29)
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	–	—	—	—	—	—
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
)	8,57	8	8	8	8,5	9	9,5	8	8	7,5	7,5	9	9,5	8,5	8,31	8	9	7,5	8,33
–	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

3. Oryctolagu

		Belgicus.							Campanus.				Angorens		
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂	
1	Longueur basilaire	81	84,5	81,5	81,5	83	84	82,58	79,5	76	76	77,16	77	76,5	7
2	„ basale	83,5	86,5	84,5	84	85,5	87	85,16	82	78	78	79,33	80	79	7
3	Plus grande longueur du crâne .	103	107	104	105	105	105	104,83	101	95,5	96	97,50	98	96,5	9
4	Longueur supérieure du crâne cérébral	68	72	67	65	69	66	67,83	70	60,5	62	64,16	64	62,5	6
5	Longueur supérieure du crâne facial	54	54	51	53	51	55	53,00	51	48	47	48,66	48,5	45	4
6	Distance entre le point alvéolaire et la base de l'épine palatine	45	47	46	45	46	46	45,83	45	41	40,5	42,16	40	38,5	3
7	Distance entre le basion et la base de l'épine palatine . .	42,5	43,5	42	43,5	42	43	42,75	42	40	40,5	40,83	42,5	42	4
8	Axe basicranial	28	29	27,5	28,5	27	27	27,83	28	25,5	26,5	26,66	28	26,5	2
9	„ basifacial	60	64	61	61	63	63	62,00	60	57,5	56	57,83	56	55,5	5
10	Distance entre l'inion et la lambda	16	16	15,5	14	16	15,5	15,50	15	13	14	14,00	13,5	13	1
11	Longueur de la plateforme occipitale	11,5	11,5	10,5	10	11	12	11,08	11	8,5	9,5	9,66	9	8	
12	Longueur de l'os interpariétal .	4,5	4,5	5	4	5	3,5	4,41	4	4	3,5	3,83	4	5	
13	„ de la suture sagittale.	20	20	19,5	19,5	18	18	19,16	20	18,5	18,5	19,00	18,5	17,5	1
14	„ „ frontale.	37	41	39	36	40	37	38,33	41	34	35	36,66	36,5	36,5	3
15	„ „ nasale .	42	43	40	41,5	38	42	41,08	39,5	38	37	38,16	37	35	3
16	„ de l'orifice nasal . .	14,5	14	13	13,5	14	13	13,66	13	11	12,5	12,16	13	12	1
17	„ du palais	42	44,5	42,5	42	44	44	43,16	41,5	39,5	38	39,66	37	37	3
18	„ de l'orifice incisif . .	29,5	31,5	30	30	30,5	30	30,25	28	27	26	27,00	26	25	2
19	„ du palais dur	9,5	9,5	9	9	9,5	9	9,25	10	9	7,5	8,33	8	8	
20	Distance entre la base de l'épine nasale et la suture maxillo-palatine	4,5	4,5	3	3,5	5	4	4,08	4,5	3,5	3,5	3,83	5	4,5	

ıniculus L.

Argenteus.															Polonicus.				Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
73,5	72	76,5	73,5	75	75,5	74,35	68,5	69,5	69,5	64	62,5	68,5	68,5	67,28	65,5	66,5	59	63,66	62,5	63	62,75
76	75	79	76,5	77,5	78	77,00	70	71,5	72	66	64,5	70,5	70,5	69,28	67,5	68,5	60,5	65,50	64	64,5	64,25
93	92	97	93,5	95	96	94,35	88	90	90	83,5	80	87,5	90	87,00	83,5	85	75	81,16	81	82	81,50
60	60	63	66	62	60	61,57	57	61	57	56	54	58,5	62	57,92	55	57,5	51	54,50	53	55	54,00
46	43	46,5	42	44	45,5	44,85	43	40	44	40	36,5	41	42,5	41,00	39	39,5	35	37,83	39,5	38	38,75
38,5	38	39	39	39	40	38,92	37	37,5	38	34,5	34	36,5	38	37,50	35	35	30	33,33	33,5	33	33,25
40	39,5	41,5	39,5	40,5	40,5	40,28	36	36,5	36,5	35,5	34	36,5	37	36,00	35	36,5	32	34,50	33,5	35	34,25
25,5	24,5	25	24,5	24,5	25	24,78	23,5	23	23	22	21	23,5	24	22,85	23,5	23	20	22,16	22	23,5	22,75
54	54	57	55,5	56	56	55,57	52	52	52,5	48	47	51	53	50,78	47	48,5	43	46,16	46	45	45,50
13,5	12,5	13	14,5	13	12,5	13,07	13,5	14	13	12,5	14	14,5	15	13,78	11,5	11,5	10	11,00	11	11,5	11,25
10	9,5	9,5	11	9,5	9	9,78	10	9,5	10	8,5	10	11	11,5	10,07	9	9,5	7,5	8,66	9	7,5	8,25
3,5	3	3,5	3,5	3,5	3,5	3,28	3,5	4	3	4	4	3,5	3,5	3,64	2,5	2	2	2,16	2	4	3,00
17,5	19	19	17,5	18	18	18,07	17,5	18	18	18	17	18,5	18	17,85	15	18	17	16,66	17	18	17,50
33	34	36	39,5	36	35	35,42	33,5	34,5	31	32	30,5	32,5	36	32,85	33	33	28	31,33	30	30	30,00
38	34	37	33	35	35	35,50	33	31	33	31	27,5	31	33	31,35	30	31	28	29,66	33	31	32,00
11,5	10	11,5	11,5	10	11,5	11,00	10	11	11	9,5	9	10,5	11	10,28	10	10	8,5	9,50	9	10	9,50
36,5	35	37,5	37	36,5	37,5	36,78	35,5	35,5	35,5	32,5	31,5	34,5	36	34,42	33	32	28	31,00	31,5	30,5	31,00
28	26	27	27,5	27,5	28	27,35	25	24	23	22,5	21,5	24	25,5	23,74	22	23	19,5	21,50	22	22	22,00
7	6,5	7	6,5	7	6,5	6,78	7	8,5	8	7	7	7	8	7,50	7,5	7,5	7	7,33	7	6,5	6,75
3,5	4,5	3	3,5	3,5	3	3,50	3	3,5	4	3,5	4	3,5	4	3,64	4,5	4,5	4	4,33	5	4	4,50

		Belgicus.							Campanus.				Angor	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂
21	Distance entre la base de l'épine palatine et la suture maxillo-palatine	5	5	6	5,5	4,5	5	5,16	5,5	5	4	4,83	3	3,5
22	Distance entre la base de l'épine palatine et le synchondrose sphéno-basilaire	28,5	29,5	29	29,5	29	30	29,25	28	27	27,5	27,50	28	29
23	Longueur des choanes	12,5	14	13	12	12,5	12	12,66	14	12,5	13,5	13,33	14	13,5
24	„ des os cunéiformes .	22	22,5	22	22	23	23	22,41	23	21	20	21,33	23	22
25	„ du basioccipital . . .	14	14,5	13,5	14	13	13	13,66	14	12,5	13	13,16	14,5	13,5
26	Distance entre l'inion et le point zygomatique	41	42	41,5	41,5	42	41,5	41,58	42	38	38	39,33	40,5	39
27	Distance entre les points alvéolaire et zygomatique	74	77	72,5	73	75	76	74,58	73	68,5	69,5	70,33	69	65
28	Longueur latérale du crâne cérébral	36	36,5	34	34	36	35,5	35,33	36,5	33	33	34,16	35,5	34
29	Longueur latérale du museau .	49	51	49	48,5	49	51	49,58	47,5	43,5	44	45,00	44	43
30	„ de l'orbite	31	32	32	33	32	31	31,83	32	30,5	30,5	31,00	30	30
31	„ de la série dentaire .	16,5	18	16,5	18	17	17	17,16	17	16	16	16,33	16	16,5
32	„ du diastème	32,5	33,5	31,5	31,5	33,5	33,5	32,66	31	29	29	29,66	28	28
33	„ supérieure de l'os intermaxillaire	57	60	56	59	56	60	58,00	57	52	52,5	53,83	54,5	52
34	Longueur inférieure de l'os intermaxillaire	29	32	30	31	28	30	30,00	30	27	28	28,33	26,5	26
35	Plus grande longueur de l'os nasal	50,5	56	51	50	48,5	49,5	50.91	48,5	43	44	45,16	47	46
36	Longueur de l'arc zygomatique .	46—44	46	44,5	46	45—44	46	45,33	45	42,5	43	43,50	41	41,5
37	Distance entre l'arc zygomatique et l'orifice auditif	5—3,5	5	6—3,5	6	3—4,5	5	4,79	6	6	6	6,00	7	7
38	Longueur de la bulle tympanique.	12,5	12,5	12	12	11,5	11,5	12,00	12,5	12	12	12,16	12	12
39	„ de l'arc supraorbitaire	24	22	22	22	24	24	23,00	26	—	21	—	21	—

Argenteus.															Polonicus.				Rossicus.		
2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
3	2	4	3	3,5	3,5	3,21	4	5	4	3,5	3	3,5	4	3,85	3	3	3	3,00	2	2,5	2,25
27,5	27.5	29.5	28	28,5	28	28,21	25	25	25	25	24	25,5	25,5	25,00	24	26	22	24,00	23,5	24	23,75
11,5	12	12	12,5	12,5	12	12,07	10,5	11	10,5	11	9,5	10,5	11	10,57	9	10,5	10	9,83	10	9,5	9,75
20	20	22	20	20	20,5	20,42	19,5	18,5	19.5	18,5	17,5	19	20	18,92	18	19	17	18,00	19	20	19.50
13	12	12,5	12	12	13	12,42	12	12	11,5	11	10	11,5	11,5	11,35	11,5	11	10	10,83	10	11,5	10,75
36	37	39	38	37	37	37,42	36	37,5	36	35	33,5	36	37	35,85	34,5	35,5	32	34,00	33,5	34	33,75
67	65	68	66,5	67,5	67	66,85	63	63	63,5	60	58	62,5	63,5	61.92	58,5	61	53,5	57,66	57,5	58	57,75
32	32	33	34	32	32,5	32,42	31,5	33	32	30,5	29,5	32	33,5	31,21	30	31	28	29,66	29.5	30	29,75
44	42	44,5	44,5	44	45	44.07	42	41	41,5	39,5	37	41	43	40.71	38	38,5	34,5	37,00	36	36,5	36,25
28	27	29	27,5	27,5	27	28,00	25.5	26.5	26	25	24	26	26	25,57	24	26	23	24,33	24	25	24,50
16	15,5	17	16	16,5	15,5	16,07	16	15,5	15	14,5	15	15	15	15,14	15	15	14	14,66	14	14	14,00
28	27	29	29	29	29,5	28.71	27	26	26	25	24	26	27	25.85	24	24,5	21	23,16	23	23	23,00
48–50	48	50,5	51	50,5	50	49,85	49	47,5	50	45	42	45,5	50	47,00	43	44	37,5	41,50	44	43	43,50
27	—	29	27	—	28	27.60	23	25	25	22	21	22	24	23,14	22,5	22	20	21,50	20	20,5	20,25
46	41	45,5	43,5	43,5	42	43,71	41.5	39,5	40	39	35	39	42,5	39,50	37,5	38	35	36.83	39	38	38,50
—	—	—	40	41	40	40,50	38	38.5	40,5	35,5	35	38	38,5	37,71	34,5	36,5	33	34,66	35	35,5	35,25
—	—	—	5	6	5.5	5,50	5,5	6,5	5	6	5,5	5	6	5,60	6	7	6	6,33	5	6	5,50
10,5	11	11	11,5	11	11	11,00	11	11	11	11	11	11	11	11,00	11	11	10,5	10,83	10,5	11	10,75
—	—	—	18,5	19	—	19,66	21	18	—	18	17	18,5	18,5	18,50	20	21	—	20,5	21	20	20,50

		Belgicus.							Campanus.				Angor	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂
40	Longueur de l'os lacrymal . . .	17	17	—	19	17	16,5	17,30	17	—	15	16,00	17	16
41	Grande hauteur de l'occiput . .	21,5	23	21,5	22,5	22,5	22	22,16	21	20,5	21,5	21,00	21	21
42	Petite hauteur de l'occiput . . .	10,5	12,5	11	13,5	14	13	12,41	10	10	10	10,00	11	10
43	Hauteur de l'orifice occipital . .	11	10	10	9	8,5	9	9,58	10,5	10,5	11,5	10,83	10	11
44	Distance entre le synchondrose sphéno-basilaire et lambda . .	31	31	30	29	30,5	30	30,25	30	27	27	28,00	29	28
45	Distance entre le présphénoïde et la suture frontale	17	18	19	18	18,5	18,5	18.16	19	17	18	18,00	16	16
46	Distance entre la base de l'épine palatine et le nasion	25	27,5	26	24	24,5	24	25,16	25	22,5	22,5	23.33	23	21
47	Distance entre les bords antérieurs de l'orifice incisif et de la suture nasale	19	20	19	19,5	19	19	19,25	19	15	16,5	16,83	17	15
48	Distance entre le basion et le nasion	58,5	64,5	61	58	60	58	60,00	61,5	54,5	55	57,00	57	55
49	Hauteur de l'orbite	23,5	23	23	23	23	22	22,91	23	21	22	22,00	23	20
50	Plus grande largeur du crâne .	44,5	45,5	46,5	46,5	47	46	46,00	45	43	43	43,66	46	44
51	Plus grande largeur du crâne cérébral	28	29,5	29	31	28	31	29,41	30	29	28,5	29,16	30	29
52	Plus grande largeur de l'occiput	32	32	33,5	32	33	32	32,41	31,5	28,5	29,5	29,83	31,5	31
53	Largeur du museau entre les orbites	36,5	34,5	35,5	36	36	35	35,58	36	33,5	33,5	34,33	35,5	34
54	Largeur du museau entre les alvéoles	26	—	27	27	28	28,5	27,30	28	27	25,5	26.83	25	25
55	Plus grande largeur de la plateforme occipitale	9,5	11	10	11	12,5	12	11,00	12	10	11	11,00	11	10
56	Plus grande largeur de l'os interpariétal	8	10	9	9	10,5	9,5	9,33	10	9	9,5	9,50	9,5	8
57	Plus grande largeur des os pariétaux	26	25,5	25	25,5	25,5	25,5	25,50	28	26	25	26,33	27	25

Argenteus.															Polonicus.				Rossicus.		
.	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
–	—	15	—	—	—	16	—	14,5	13,5	14	—	13	—	14	13,80	—	—	12	—	—	—	—
	20	19,5	19,5	21	20	20	20,00	19	19	19,5	18,5	17,5	18	18,5	18,57	19,5	19,5	18	19,00	19	19,5	19,25
,5	10	8	8	9	8	9	8,78	9	9	9,5	8,5	6,5	8	8	8,35	8,5	9	7	8,16	9	9	9,00
,5	10	11	11,5	12	11,5	11	11,07	10	10	10	10	11	10	10,5	10,07	10,5	10	10	10,16	10	10	10,00
,5	26,5	27	28	27,5	27,5	26	27,00	26	26	25,5	25	24	25	25	25.21	23	24,5	22,5	23,33	23	24	23,50
	17	16,5	17,5	17	17	17,5	17,07	16	16	16	16	15	16	16	15,85	15	15	13	14,33	13	14	13,50
	21,5	21	22,5	22	21	22	21,42	20	20	20	19	17,5	19	20,5	19,42	19	19,5	18	18,83	19	19	19,00
	16	15,5	17	16	14	17	15,78	14,5	14	14	13	13	14	15	13,92	14	14	12,5	13,50	12	13	12,50
,5	54	53,5	56	56,5	54	55	54,50	50,5	52	49,5	48,5	47	50,5	53	50,14	49	50	45	48,00	47	49	48,00
	22	21	22	21,5	21	21,5	21,57	20,5	20	19,5	19	18	19	20	19,42	19,5	19	18,5	19,00	20	18,5	19.25
	41	42	44	42	43	42	42,42	41	42	41	40	39	41	40	40,57	38	40	38	38,66	37	37	37,00
	28	29,5	29,5	28	28	29	28,71	28	29	28,5	29	27	28,5	28	28,28	27	27,5	27	27,16	26	26	26,00
	30	29	31	29	28	30	29,57	28	27	27	27	26,5	28	29	27,50	26	26	24	25,33	26	27	26,50
,5	31,5	30	32	32,5	32,5	31,5	31,32	31	31	30	29	28	30	31	30,00	29	29,5	27	28,50	28	28	28,00
	25	24	25	25,5	24,5	25	24,85	24	24	22,5	23,5	22,5	24,5	25	23,71	23,5	23	22	22,83	21,5	23	22,25
,5	10	9,5	8,5	12,5	10	10	10,14	11	9	10	10	10,5	9	10	9,92	11	9,5	8	9,50	10,5	9,5	10,00
	9	9	9,5	9,5	9,5	9,5	9,28	9	9	9	9,5	9	8,5	10	9,14	9,5	9	8	8,83	9,5	9	9,25
,5	24	26	25,5	24,5	26	25,5	25,14	26,5	26	25	26	24,5	25,5	26	25,64	25	25	24,5	24,83	24	24,5	24,25

		Belgicus.							Campanus.				Angorei	
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂
58	Plus petite largeur de l'os frontal	12,5	12	13,5	12,5	13	13	12,75	13	12,5	11	12,16	13	13
59	Largeur de l'os frontal entre les arcs supraorbitaires	26	24	23	25,5	24,5	25	24,66	24	23	21	22,66	24,5	22,5
60	Largeur de l'arc supraorbitaire	4—5	4,5	5	5	4,5	5	4,75	5,5	4,5	4,5	4,83	5	4,5
61	„ entre les extrémités postérieures des arcs supraorbitaires	26,5	28	26	29	30	29	28,08	26	—	24,5	25,25	28	—
62	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs supraorbitaires	28	27,5	27	—	28	26	27,30	27	—	25	26,00	26	—
63	Plus grande largeur des os nasaux	20	18	18,5	18	18	18	18,41	20	18	17	18,33	19,5	18
64	Largeur entre les extrémités postérieures des rameaux frontaux des os intermaxillaires	22	20	19,5	19,5	20	19,5	20,08	22	19,5	18	19,83	20,5	18,5
65	Largeur de l'orifice nasal	9,5	10	11	11,5	10,5	10	10,41	10,5	10,5	10,5	10,50	9	9
66	„ entre les angles externes des alvéoles de grandes incisives	9	9,5	9,5	10	10	9,5	9,50	10	9	8,5	9,16	10	9
67	Largeur entre les angles externes des alvéoles de petites incisives	5	4,5	4,5	4,5	4,5	4	4,50	5	4,5	4	4,50	4,5	4
68	Plus grande largeur de l'orifice incisif	9	9	10,5	10	10,5	9,5	9,75	10	9	9	9,33	9	9
69	Largeur du palais dur	14,5	14	15	15,5	16	16	15,16	16,5	15,5	14	15,33	14,5	15
70	„ antérieure de la série dentaire	13	13	13	13,5	14	13,5	13.33	14	13	12.5	13,16	13,5	13
71	Largeur postérieure de la série dentaire	14	15,5	15,5	—	15,5	17	15,50	15	14,5	14	14.50	14	14.5
72	Plus grande largeur des choanes	6	6	5,5	6	6	6	5.91	4,5	5.5	6	5,33	6	6
73	Plus grande largeur entre les lames latérales des processus ptérygoïdes	20,5	19,5	19	20	—	—	19,75	18,5	19,5	—	19,00	19	20

Argenteus.															Polonicus.				Rossicus.		
1 —	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
9,5	10,5	13	11,5	10,5	11	11	11,00	11,5	13	12	12	11,5	14	12	12,28	12	11	10	11,00	11	10	10,50
19	21	22	21,5	21	22	22,5	21,28	22	21,5	20,5	20	18,5	21	21,5	20,71	21	18	15	18,00	20	21	20,50
4,5	4,5	4	5	4	4,5	5	4,50	4	4	3,5	3,5	3.5	3,5	4	3,71	4	3,5	2	3,16	4	4	4,00
—	—	—	—	—	26	—	—	26	26	25	24,5	23	—	25	24,91	—	23.5	20,5	—	—	22,5	—
—	—	24	—	23	—	—	—	24	22	—	22	20	22	22	22,00	22	—	—	—	23	22	22,50
16,5	17	17	16,5	17,5	18	17	17,07	17	16	16,5	16	15	16,5	17,5	16,35	15,5	14	13	14,16	15	15	15,00
18	18	18	17	19	19,5	18	18,21	18	17,5	18	16,5	16	17	18,5	17,35	16	15	13.5	14,83	16	15,5	15,75
10	9	10	10	10,5	9	10,5	9,85	8	8,5	9	8,5	8	8,5	—	8,41	8	8	7	7,66	8	8	8,00
9	8,5	8,5	9	9	8,5	9	8,78	9	8,5	8	8	8	8,5	8	8,28	8	8	7	7,66	7	7	7,00
4	4	4,5	4,5	4.5	4,5	4,5	4,35	4,5	4,5	4	4	4	4	4,5	4.21	3,5	3,5	4	3,66	3,5	4,5	4,00
10	9	8,5	9	9	9,5	8,5	9,07	9	8	7,5	7.5	7,5	8,5	9	8,14	7.5	7.5	6,5	7,16	7,5	7,5	7,50
14,5	13	12.5	14	13,5	13.5	12,5	13,35	13	13,5	12	13	12	13,5	13,5	12,92	12	12	10,5	11,50	10	11	10,50
13	11	11	12	12	11,5	11	11,64	11,5	11,5	10,5	11,5	10,5	11,5	12	11,28	11	10	9,5	10,16	9	10	9,50
13,5	13,5	13	13	13	13,5	13	13,21	14	13,5	12,5	13,5	12,5	13,5	13	13,21	13	13	11,5	12,50	11	13	12,00
6,5	6	6,5	6,5	6	6,5	6	6,28	6	4,5	4,5	6	5,5	4,5	6	5,28	5,5	6	5	5,50	5,5	6	5,75
18.5	—	—	—	—	—	19,5	—	19	18	20,5	18	16	19	19	18,50	17,5	18	17	17,50	17	17	17,00

		Belgicus.							Campanus.				Angorensis.		
		1 ♀	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	M.	1 ♀	2 ♂	3 —	M.	1 ♂	2 ♂	M.
74	Plus grande largeur du basioccipital	14	14	14	12,5	13	12,5	13,33	15	13	12	13,33	13	13	13,00
75	Plus grande largeur de la bulle tympanique	9	8	8,5	8	8	9	8,41	8,5	8,5	8,5	8,50	8	8	8,00
76	Plus grande largeur de l'orifice occipital	11,5	11	11	11,5	11,5	11,5	11,33	11	11,5	11	11,16	11,5	11,5	11,50
77	Largeur entre les extrémités postérieures des arcs zygomatiques	35	38	39	—	39	41	38.40	38	38	—	38.00	40,5	39	39,75
78	Largeur entre les extrémités antérieures des arcs zygomatiques	36.5	35	37,5	—	37.5	35,5	34,40	35	33	33	33,83	32,5	33	32,75
79	Plus grande largeur de l'arc zygomatique	10,5	10	10,5	10	10	9,5	10,08	10	8	9	9,00	9	8	8,50
80	Plus grande largeur de l'os lacrymal	8	8	—	8,5	9	8	8,30	9	—	8	8,50	8,5	8	8,25

Argenteus.																Polonicus.				Rossicus.		
1 —	2 —	3 —	4 —	5 —	6 —	7 —	M.	9 ♀	10 ♂	11 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	16 —	M.	1 ♂	2 ♂	3 ♀	M.	1 ♀	2 ♂	M.
11,5	11,5	12	12	11,5	12	12	11,78	11,5	12	11,5	10,5	10	11	11,5	11,14	10,5	11	9,5	10,35	10	10	10,00
8	8	8	8	8,5	8	8	8,07	8	8	7,5	8	8	8	8	7,92	8	8	7	7,66	7,5	8,5	8,00
11	10,5	11	11.5	10,5	10	10,5	10,71	10	10	9,5	10	10	10.5	10.5	10,07	9,5	9	9.5	9,33	10	11	10,50
38	—	—	—	—	39	39	—	36	38	36	36	34	38	37	36,42	33,5	35	33	33,83	31,5	33,5	32,50
33	31,5	30,5	33,5	32	32	31	31,92	31	31	30	30,5	28,5	31	31,5	30.50	30	30	27	29,00	29	29	29,00
9	8,5	8	8,5	9	9,5	9,5	8,85	8	9	8	7,5	7	8	9	8,07	7,5	8	7.5	7,66	9—7,5	7	7,83
—	—	8	—	—	—	8	—	6	7	7	—	7	—	7	6,80	—	—	7	—	—	—	—

EXPLICATION DES FIGURES.

Planches XVI et XVII.

Crânes (grandeur naturelle):

Fig. 1, 3 — d'un lièvre variable *(Lepus timidus L.)*.
„ 2, 4 — d'un lièvre commun *(Lepus europaeus aquilonius Blas.)*.
„ 5, 16 — d'un lapin de Flandre *(Oryctolagus cuniculus belgicus)*.
„ 6, 17 — d'un lapin de Champagne *(„ „ campanus)*.
„ 7, 18 — d'un lapin d'Angora *(„ „ angorensis)*.
„ 8, 20 — d'un lapin polonais *(„ „ polonicus)*.
„ 9, 21 — d'un lapin russe *(„ „ rossicus)*.
„ 10—12, 19 — des lapins argentés de M. *Alexeieff.* } *(Oryctolagus cuniculus argenteus)*.
„ 13—15 — des lapins argentés de Mme *Wisenthal.* }

1.

2.

3.

4.

5.

6.

7.

8.

9.

Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

10.

11.

12.

13.

14.

15.

16.

17.

18.

19.

20.

21.

Photozincogr. artist. R. R. Ewdokimov & Co. Petrograd.

BIBLIOGRAPHIE.

1. Allen, I. A. The american bisons, living and extinct.—Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. IV. № 10. 1876.
2. Blasius, I. Fauna der Wirbelthiere Deutschlands. Bd. I. Säugethiere. Braunschweig. 1857.
3. Castle, W. E. (with Walther, Mullenix and Cobb). Studies on inheritance in rabbits.—Carn. Inst. Washingt. Publicat. 114. 1909.
4. Castle, W. E. Size inheritance and pure line theory.—Zeit. ind. Abst. Ver. I. 12. 1914.
5. Cuvier, G. Recherches sur les ossemens fossiles. 4-me éd. 1834.
6. Darwin, Ch. The variation of animals and plants under domestication. 1868.
7. Heincke, F. Naturgeschichte des Herings. Abh. Deutsch. Seefischerei-Vereins. Bd. II. 1898.
8. Hensel, R. Beiträge zur Kenntnis der Säugethiere Süd-Brasiliens. — Abh. K. Akad. Wiss. Berlin. 1872.
9. Hilzheimer, M. Die Hasenarten Europas. — Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. Württemberg. 64. 1908.
10. — Beitrag zur Kenntnis der nordafrikanischen Schakale.—Zoologica. H. 53. 1908.
11. — Wisent und Ur in K. Naturalienkabinett zu Stuttgart.—Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. Württemberg. 65. 1909.
12. Klatt, B. Über den Einfluss der Gesammtgrösse auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. — Arch. Ent. Mech. 36. 1913.
13. Lang, A. Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge des Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bartardrassen. — Zeitschr. ind. Abst. Ver. I. IV. 1910.
14. Liskun, E. Sur l'influence de quelques agents sur le développement du crâne et du squelette des animaux (en russe). — Travaux du Bureau Zootechnique. Livr. 2. 1910.
15. Lönnberg, E. On hybrid hares between Lepus timidus L. and Lepus europaeus Pall. from southern Sweden. Proc. Zool. Soc. London. 1905.

16. Mac Dowell, E. C. Size inheritance in rabbits. — Carn. Inst. Wash. Public. 196. 1914.

17. — Multiple factors in mendelian inheritance. — Journ. Exp. Zool. 16. 1916.

18. Middendorff, A. Über die als Bastarde angesprochenen Mittelformen zwischen Lepus europaeus Pall. und L. variabilis Pall. — Bull. Cl. Phys. Math. Ac. Imp. Sc. St.-Psb. IX. 1851.

19. Nathusius, H. v. Vorstudien für Geschichte und Zucht der Haustiere zunächst am Schweine-Schädel. Berlin. 1864.

20. — Über Schädelform des Rindes. — Landwirt. Jahrbücher. IV. 1875.

21. — Über die sogenannten Leporiden. Berlin. 1876.

22. — Vorträge über Viehzucht und Rassenkenntnis. II. Schafzucht. Berlin. 1880.

23. Nathusius, S. v. Unterschiede zwischen der morgen- und abendländische Pferdegruppe am Skelett und am lebenden Pferd. Inaug. Diss. Langensalza. 1891.

24. Ogneff, S. Les Mammifères du gouvernement de Moscou (en russe). P. I. 1913.

25. Philiptschenko, Jur. Sur les crânes de quelques hybrides entre des espèces sauvages et domestiques (en russe). Arch. Sc. Vétérin. 1915. (résumé: Comptes rendus des séances de la Soc. Biol. 79. 1915).

26. Rörig, A. Über einen Hasenkaninchenbastard aus freier Wildbahn. — Veröffentl. Inst. Jagdk. Neudamm. 1912.

27. Rütimeyer, L. Die Fauna der Pfahlbauten. Basel. 1861.

28. — Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes. Zürich. 1867.

29. Sanson, A. Mémoire sur les métis du lièvre et du lapin. — Ann. Sc. Nat. Zool. (15) XV. 1872.

30. Schumann, H. Gayal und Gaur und ihre gegenseitigen Beziehungen.—Kühn Archiv. III. 1913.

31. Studer, Th. Die praehistorischen Hunde in ihrer Beziehung zu den gegenwärtig lebenden Rassen.—Abh. Schweiz. paläont. Ges. 28. 1901.

32. Vries, H., de. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. I. 1901, II. 1903.

33. Zürn, A. Zoopathologische und zoophysiologische Untersuchungen. Sluttgart. 1872.

Développement des cellules osseuses dans le processus enchondral,

par

privat-docent *D. Deineka.*

(Institut Anatomo-Histologique à l'Université de Pétrograde).

Pl. XVIII—XXI.

Dans le processus du développement enchondral du tissu osseux, à côté des problèmes généraux de l'ostéogenèse, se rapportant également au processus périchondral, c'est-à-dire traitant le développement de la substance fondamentale de l'os, le rôle et la signification des ostéoblastes, etc., surgit encore toute une série de problèmes indépendants, plus ou moins sujets à contestation, dont les principaux ont trait au mécanisme de la réduction de la substance fondamentale du cartilage et à la destinée des cellules cartilagineuses.

L'étude du développement intracartilagineux du tissu osseux, envisagé de ce côté, a d'abord amené les investigateurs à le déterminer comme un simple processus métaplastique, transformant les éléments du tissu cartilagineux directement en éléments du tissu osseux: les cellules cartilagineuses se transforment en cellules osseuses, la substance fondamentale du cartilage en substance fondamentale de l'os. C'est ainsi qu'envisageaient ce processus ses premiers investigateurs: Miecher (1836), Gerber (1840), Bruns (1841), Henle (1841) F. Bidder (1843), H. Meyer (1849), Kölliker (1849), Tomes et Morgan (1853), Virchov (1856), Rouget (1858), Aeby (1858), Lieberkühn (1862), Robin (1864), Pouchet (1864), Morel (1864) et d'autres.

Mais, depuis l'apparition des travaux de H. Müller (1858), qui le premier a nettement délimité les processus enchondral et périchondral, et surtout sous l'influence des recherches de Gegenbaur (1864) et d'autres sur les ostéoblastes, ce point de vue sur le développement de l'os enchondral a commencé à se modifier graduellement. Premièrement a été prouvée la destruction d'une partie considérable de la substance fondamentale du cartilage à l'apparition dans son sein du tissu ostéoblastique: il ne pouvait donc s'agir que de la métaplasie de ses restes, comparativement insignifiants, qui bientôt se revêtent d'une couche d'un jeune os enchondral. En outre fut prouvé le rôle très important joué par les ostéoblastes dans la formation de chaque os. Ainsi il ne pouvait plus être question de la transformation directe du cartilage en os, que la majorité des auteurs ultérieurs commencèrent à nier absolument, et quelques-uns, comme Kölliker, renoncèrent à leurs opinions antérieures.

Néanmoins plusieurs auteurs continuèrent à signaler le caractère métaplastique du processus enchondral comme auparavant, non plus dans le sens d'une transformation directe du cartilage en os, mais seulement dans le sens du rôle actif des éléments du cartilage dans la formation de l'os enchondral. Selon l'avis de toute une série d'investigateurs, les cellules cartilagineuses, après la destruction de la substance fondamentale du cartilage, ne périssent pas, mais se transforment en cellules osseuses, ou prennent l'aspect d'ostéoblastes et, de cette manière, se présentent comme les éléments jouant un rôle important dans le développement de l'os enchondral. Ce point de vue a été partagé par Gegenbaur (1864), Landois (1864), Ranvier (1865, 1875), Waldeyer (1865), Ollier (1867), Frey (1870), Rollet (1871), A. Bidder (1873), Brun (1874), Hofmokl (1874), Klebs (1874), Ogston (1875), Chauney (1876), Leboucq (1877), Ziegler (1878) et d'autres.

Les recherches de ces auteurs ont servi de base à la théorie moderne du développement métaplastique de l'os enchondral, laquelle, contrairement aux opinions initiales, n'admet, à peu d'exceptions près, que la transformation indirecte du cartilage en os.

Cependant, parallèlement au développement de ces points de vue, apparut une autre théorie sur la même question, qui tendait à prouver le rôle purement passif du cartilage dans le processus enchondral. Déjà Gegenbaur, Rollet et quelques autres, sans nier le rôle du cartilage dans la formation de l'os enchondral, ont exprimé sinon le doute, du moins une certaine incertitude dans la question de la transformation des cellules cartilagineuses en cellules osseuses. Les élèves de Rollet, Kutschin (1871) et Levschin (1872), et avant eux Lovén (1863), à la suite de leurs recherches sur les modifications des cellules cartilagineuses au niveau du point d'ossification, se sont prononcés avec plus de précision et ont abouti à la conclusion que ces éléments ne prennent aucunement part à la formation de l'os enchondral et disparaissent sans laisser de traces avec la destruction de la substance fondamentale.

Des recherches plus détaillées dans cette direction nous ont été données par Stieda (1872), Steudener (1875), Thierfelder (1875), Wolff (1868, 75), Stöhr (1879), Leser (1888), et d'autres, qui, dans la majorité des cas, ont affirmé la disparition des cellules cartilagineuses avec la destruction des cavités cartilagineuses, et quelques-uns d'entre eux, par ex. Leser, ont donné la reproduction des petites masses amorphes que forment les cellules cartilagineuses disparaissantes et qu'on peut observer encore quelque temps dans la moelle osseuse embryonnaire. L'os enchondral, selon ces auteurs, se développe exclusivement aux dépens du tissu ostéoblastique, pénétrant dans le cartilage de l'extérieur. C'est ainsi que naquit la théorie du développement néoplastique de l'os enchondral. Il faut y ajouter que quelques auteurs, comme Strelzoff (1873), Masquelin (1878), Julin (1880), Katschenko (1889) et d'autres, constatant le processus néoplastique dans la formation enchodrale de l'os, décrivaient en même temps dans quelques parties du squelette en évolution (l'épine de l'omoplate, les dernières phalanges des doigts, la mâchoire inférieure, etc.) la transformation directe du cartilage en os, par conséquent démontraient une métaplasie pure, ce qui excitait de fréquentes contestations.

Les opinions et les recherches de la plupart des anciens auteurs, ci-dessus mentionnés, dont quelques-uns sont classi-

ques et cités dans maints manuels, sont trop connues pour les analyser d'une manière détaillée, d'autant plus qu'en l'absence de données exactes sur la structure intime de divers éléments participant au processus enchondral, elles ne présentent actuellement dans la question traitée qu'un intérêt théorique. Les auteurs plus modernes qui démontrent le caractère métaplastique du processus enchondral sont: Van-der-Stricht (1890), Brachet (1893), Spuler (1897, 99), Retterer (1898, 98, 99, 99), Hansen (1899), Ziba (1911) et d'autres. La plupart de ces auteurs admettent, non pas la transformation directe des cellules cartilagineuses en osseuses, mais leur transformation préalable en ostéoblastes. Retterer en outre constate la transformation des cellules cartilagineuses, non seulement en ostéoblastes, mais encore en globules rouges et en endothélium des vaisseaux de la moelle épinière embryonnaire. Ziba décrit la transformation des cellules cartilagineuses des cavités cartilagineuses closes en cellules osseuses par la formation de prolongements radiaux et pénétration entre eux de la substance osséoïde du côté des parois de la cavité cartilagineuse; d'après lui l'os enchondral se développe à la surface des travées cartilagineuses directrices par la voie néoplastique. A côté de ces auteurs, d'autres, comme A.Bidder (1906), modifiant leurs idés antérieures (A. Bidder, 1873), Renaut (1910, 11), Dubreuil (1911), Klinz (1911), etc., n'admettent dans le processus enchondral que la néoplasie, accompagnée de la destruction totale de la substance fondamentale du cartilage et la disparition des cellules cartilagineuses.

L'absence d'une opinion arrêtée chez les auteurs sur le processus enchondral, où la question principale est celle des modifications subies par les cellules cartilagineuses, progressives selon les uns, regressives selon d'autres, se fait sentir dans la manière dont cette question est traitée dans les travaux histologiques modernes. Prenant (1904) dit, en parlant de la destinée des cellules cartilagineuses dans le processus enchondral: „La question n'est pas encore tranchée; et à considerer même des préparations satisfantes de la ligne d'ossification, il paraît difficile de se prononcer“ (page 674).

Branca (1910) cite les deux opinions ci-dessus mentionnées, sans se prononcer lui-même. Ogneff (1913) dit: „La

question de la formation métaplastique de l'os reste encore en grande partie vague, et exige de nouvelles recherches" (page 225). Maximov (1912) dit: „Les cellules vésiculeuses du cartilage périssent vite et disparaissent à la pénétration du tissu conjonctif à l'intérieur des capsules qui les renferment" (page 274), et plus loin: „En outre, il est possible que dans certains cas toutes les cellules cartilagineuses au niveau de la ligne de l'ossification ne périssent pas, mais que quelques-unes restent vivantes et même se multiplient; quand leurs capsules sont ouvertes par le tissu de la moelle embryonnaire de l'os, elles se mêlent aux cellules de cette dernière et ne peuvent plus en être distinguées" (page 276).

Méthodes d'investigation et matériaux.

Tout cela nous démontre que ni les détails du processus enchondral, ni même son caractère ne peuvent être considérés comme suffisamment élucidés et exigent encore des recherches. Les causes de cet état de la question reposent, non seulement dans la complexité du processus enchondral, mais encore dans l'imperfection et l'insuffisance des méthodes appliquées à l'étude du tissu osseux, lesquelles souvent ne permettent pas d'y dégager les particularités les plus importantes de sa structure. Le développement du tissu osseux est habituellement étudié sur les préparations montées dans le formol ou fixées d'après le procédé de Flemming, par le sublimé, etc., et colorées par l'hématoxyline avec diverses couleurs complémentaires, ou bien d'après le procédé de Heidenhain ou d'autres procédés plus spéciaux pour la substance fondamentale, comme celui de Mallory, de Hansen, etc. Tous ces procédés, bons en eux-mêmes, sont néanmoins incapables de déceler dans l'os en évolution plusieurs détails, fort importants. Dernièrement quelques investigateurs (Meves, Dubreuil) ont commencé à appliquer des méthodes mitochondriales (Meves, Regaud) à l'os en évolution, et obtenu des résultats fort importants.

Les procédés du traitement par le nitrate d'argent, appliqués par moi (1914) à l'étude du tissu osseux[1]), possèdent, comparativement aux autres, l'avantage de colorer intensivement les prolongements protoplasmiques des cellules osseuses.

Ces procédés, appliqués à l'os adulte, donnent un aspect fort beau de sa structure ordinaire, non moins complet que celui qu'on peut observer sur les coupes d'os bien polies, et certainement plus naturel, car les éléments vivants du tissu se conservent mal sur les coupes, et, le plus souvent, manquent entièrement; quant aux canalicules des os, comme l'observe justement Novikoff (1909), la plus grande partie en reste invisible, même lorsqu'ils sont on ne peut mieux imprégnés de fuchsine et d'autres couleurs. En général le procédé des coupes d'os non décalcifié est trop grossier pour être considéré comme un procédé histologique; souvent il faut l'admettre faute d'autres procédés meilleurs, et, sous ce rapport, les préparations de l'os adulte, traitées par le nitrate d'argent, peuvent, en grande partie, remplacer les coupes de l'os. Mais les procédés du traitement par le nitrate d'argent sont surtout utiles à l'étude de l'os en évolution, car ils permettent de colorer intensivement non seulement les prolongements des cellules osseuses de différent âge, en commençant par le stade des ostéoblastes, mais encore

[1]) 1) La fixation par le mélange arsénieux de Golgi (solution saturée d'acide arsénieux 30 c. c., formol de 20% — 30 c. c., alcool de 95° 30 c. c.) durant 1—3 heures, ou bien par le mélange uranique de Ramon-Cajal (nitrate d'urane de 1% 80 c. c., formol 15 c. c., alcool de 95° 30 c. c.) de 2—5 heures, ou bien par le formol de 10%—24 heures; 2) nitrate d'argent 1%, 1—3 jours; 3) lavage dans l'eau distillée 2—3 m.; 4) mélange réductif (hydroquinone 2 gr., sulfite de soude 0,5 gr., formol 5 c. c., eau 100 c. c.) 24 heures; 5) passer par des alcools de force croissante jusqu'à l'absolu en 24 heures; 6) alcools de force décroissante en 5—6 heures; 7) acide chlorhydrique de 1%, 1—3 jours; 8) alcools de force croissante jusqu'à l'absolu en 24 heures; 9) inclusion dans la celloïdine et préparation de coupes de 10—15 micr.; 10) les coupes sont transportées dans l'eau distillée pour 20—30 minutes; 11) virage (hyposulfite à 3% —90 c. c., ammonium rhodonatum 3 gr., chlorure d'or à 1% 10 c. c.) 3—10 min.; 12) eau 30—40 m.; 13) mélange: kalium hypermanganicum 1—2 cristaux, acide sulfurique 1—2 gouttes, eau 100 c. c., 2—10 m.; 14) acide oxalique à 1% 1—2 m.; 15) eau distillée 5—10 m.; 16) coloration par le carmalun, la cochenille, etc. ou bien une coloration combinée par la fuchsine, la thionine, l'aurantia, etc.; 17) alcool, xylol, dammare-xylol.

divers prolongements se développant au niveau des cellules cartilagineuses durant le processus enchondral, ce qui donne la possibilité d'observer avec plus d'exactitude les modifications consécutives de la forme extérieure des cellules en question et de déterminer jusqu'à un certain point le caractère de ces modifications. Le procédé du traitement par le nitrate d'argent d'après Golgi, tant soit peu modifié par moi pour l'application au tissu osseux, décèle dans la structure interne des ostéoblastes, non seulement l'appareil réticulaire, ce qui est ordinaire, mais encore différents éléments du chondriome, qui sont, comme j'ai pu le démontrer, des formations paraissant jouer un rôle important dans les modifications intracellulaires qui accompagnent les différentes transformations de ces cellules lors du développement de l'os enchondral. D'ailleurs, dans le même but, c'est-à-dire pour la coloration du chondriome, j'ai aussi appliqué d'autres procédés, purement mitochondriaux, comme celui de Meves et surtout le traitement par l'acide osmique d'après le procédé de Sjövall, heureusement modifié par Kolatchev[1]). En outre, pour pouvoir comparer et tant soit peu contrôler les procédés mentionnés, j'ai aussi employé la méthode appliquée ordinairement à l'étude de l'os en évolution. Je me suis servi comme matériaux d'embryons de différents Mammifères (cochon, cobaye, vache, chat, etc.), ainsi que d'embryons humains, absolument frais, le plus souvent fixés tièdes encore, c'est-à-dire une demi-heure ou une heure après l'avortement.

Modifications extérieures des cellules cartilagineuses au niveau du point d'ossification.

Les modifications subies par les cellules cartilagineuses à mesure du développement du processus enchondral ont trait, d'un côté, à leur forme extérieure et à leurs dimensions, de

[1]) Traitement de petites pièces par l'acide osmique à 1% durant quelques jours, après leur fixation préalable dans le mélange de Meves et d'autres liquides fixateurs, et non pas seulement après la fixation par le formol comme l'a recommandé Sjövall.

l'autre à leur structure interne. Par rapport à la première modification, il faut marquer le développement, au niveau des cellules cartilagineuses près du point d'ossification, en commençant par la zône des cellules discoïdes, de nombreux prolongements courts et minces, présentant l'aspect de bâtonnets, s'amincissant par le bout, et disposés radialement à la surface de la cellule cartilagineuse (fig. 34). De pareilles formations ont été décrites par Brodersen (1912) sous le nom de bâtonnets; il a donné de leur développement l'explication suivante. Le liquide de la cavité cartilagineuse, d'abord isotonique au suc cellulaire de la cellule cartilagineuse, commence peu à peu à modifier sa composition au niveau du point d'ossification, ce qui provoque la diffusion du suc cellulaire dans la cavité cartilagineuse. Le mélange de ces deux liquides forme un précipité qui prend l'aspect de bâtonnets, radialement disposés à la surface de la cellule du cartilage; ces bâtonnets, courts et minces au début, grossissent ensuite, à mesure du développement de cette réaction. Enfin leur grossissement s'arrête quand tarit toute la provision de liquide de la cavité du cartilage et que la pénétration postérieure du suc cellulaire dissout et fait disparaître les bâtonnets. Ziba (1911) décrit aussi l'anneau radialement strié qui entoure la cellule cartilagineuse au niveau du point d'ossification; il le compare à la capsula ossea de Brandt et le considère comme la substance fondamentale de l'os, se formant autour de la cellule du cartilage, la pressant en se développant et la transformant en cellule osseuse.

Cependant sur les préparations traitées par le nitrate d'argent, il est facile de se convaincre que l'anneau radialement strié qui se développe autour de la cellule cartilagineuse se compose de nombreux prolongements, courts et minces, allant du corps de la cellule cartilagineuse vers la substance fondamentale du cartilage, dans laquelle ils pénètrent par leurs extrémités effilées. La zône de ces prolongements présente d'abord l'aspect d'un anneau assez foncé et étroit qui entoure la cellule cartilagineuse; plus tard cet anneau devient plus large et plus clair, et se transforme enfin en zône d'une substance claire, homogène ou finement granuleuse, bordant la cellule cartilagineuse et où on ne peut plus distinguer les stries radiales, c'est-à-dire les prolongements minces de la cellule car-

tilagineuse. La pénétration de ces prolongements de la cellule cartilagineuse dans la substance fondamentale du cartilage se laisse surtout facilement observer sur les groupes isogéniques des cellules cartilagineuses. Les minces couches interposées de la substance fondamentale du cartilage qui séparent les cellules cartilagineuses, s'amincissent peu à peu, à la suite de la pénétration des prolongements ci-dessus mentionnés, appartenant aux cellules cartilagineuses voisines. Ces prolongements pénètrent des deux côtés de la couche et la détruisent, à la suite de quoi tout le groupe des cellules cartilagineuses se trouve renfermé dans une vaste cavité, s'ouvrant plus tard.

De tels prolongements ne s'observant ni dans les régions du cartilage voisines du point d'ossification dans les petites cellules cartilagineuses, ni au niveau des grosses cellules vésiculeuses, je penche à voir en elles, non pas un produit artificiel, résultat de l'action nuisible des réactifs, mais l'expression d'une division de la surface de la cellule cartilagineuse qui semblerait être la conséquence de l'agrandissement de la cavité cartilagineuse, et la dissolution partielle de la substance fondamentale du cartilage qui y a lieu. A la réduction de la cellule cartilagineuse sous l'action des fixateurs, ces prolongements ne font que s'allonger et plusieurs se rompent, étant, à ce qu'il paraît, liés à la substance fondamentale du cartilage. Dans tous les cas, ces prolongements courts qui se développent au niveau du point d'ossification des cellules cartilagineuses et deviennent plus tard imperceptibles, n'ont qu'un caractère provisoire et ne prennent visiblement aucune part à la métamorphose postérieure de la cellule cartilagineuse.

Le chondriome et l'appareil réticulaire des cellules cartilagineuses.

En ce qui concerne la structure interne des cellules cartilagineuses, elle subit aussi des modifications considérables, en commençant par les parties du cartilage les plus rapprochées du point d'ossification; un rôle important est joué ici par les éléments filaires et granuleux du protoplasma de la cellule cartilagineuse.

Les formations filaires et granuleuses des cellules cartilagineuses, depuis Flemming qui les a étudiées à l'état de vie dans les cellules cartilagineuses de la larve de la salamandre et les a considérées comme l'expression de la structure filaire du protoplasma (mitome), ont été plus tard souvent notées par divers auteurs sous différentes dénominations: les granules d'Altmann (Schultze, Mitrofanov, Meyer, Arnold), pseudochromosomes (Heidenhain), ergastoplasma (Prenant, Laguesse), appareil réticulaire (Pensa), chromidies (Novikoff); ou bien les auteurs décrivaient les formations filaires des cellules cartilagineuses, sans déterminer leur nature d'une manière plus détaillée et sans leur donner de dénomination spéciale. Enfin, dans ces derniers temps la majorité des auteurs penchent à l'idée que toutes ces formations filaires, granuleuses et en forme de bâtonnets, décrites par les auteurs dans les cellules cartilagineuses de différents animaux, sont des éléments du chondriome, c'est-à-dire se présentent comme des mitochondries, chondriocontes, etc., correspondant aux éléments des autres cellules, comme l'ont démontré les recherches de Meves (1910), de Samsonov (1910), de Regaud (1911), de Dubreuil (1911,—13), de Champy (1911), de Laguesse (1911), de Pensa (1913), de Torraca (1914) et d'autres qui ont appliqué aux cellules cartilagineuses des méthodes mitochondriales variées. Sous ce rapport, les cellules cartilagineuses, possédant un chondriome assez développé et disséminé dans toute la cellule, se distinguent peu des autres cellules du tissu conjonctif et ce n'est que la densité de la substance fondamentale du cartilage, empêchant les liquides fixateurs d'y pénétrer rapidement, qui souvent ne permet pas d'y déceler les éléments du chondriome aussi facilement que dans les autres cas, ce qui a été observé par Meves, Dubreuil et d'autres.

En ce qui concerne l'appareil réticulaire interne, Pensa (1901) a premièrement décrit sous ce nom un assez grand réseau, découvert par lui dans les cellules cartilagineuses à l'aide de la méthode chromo-argentique et rappelant l'appareil réticulaire dans les cellules nerveuses, décrit par Golgi à l'aide de la même méthode.

En se basant sur cette ressemblance, et aussi sur l'identité des méthodes, Pensa a défini la formation découverte par lui, comme un appareil réticulaire interne des cellules cartilagineuses, répondant à celui des cellules nerveuses. Un peu plus tard, Bergen (1904), appliquant le traitement par l'acide osmique d'après Kopsch, a décrit l'appareil réticulaire dans les cellules cartilagineuses sous la forme d'une petite formation noduleuse, située près du noyau. Dans la suite, Meves (1907), Comes (1909), Dubreuil (1911), Barinetti (1912) et d'autres, à l'aide de méthodes mitochondriales, ont établi l'identité de la formation décrite par Pensa avec le chondriome des cellules cartilagineuses. Du reste dans son ouvrage ultérieur, Meves (1910) note que les chondriocontes des cellules cartilagineuses n'accusent jamais de disposition réticulaire, à la suite de quoi la formation réticulaire, décrite par Pensa (1901) dans les cellules cartilagineuses, en tant qu'elle existe réellement et non pas comme un produit artificiel de la fixation, se présente comme une formation parfaitement distincte, existant à côté du chondriome. Cependant Pensa (1913) a reconnu lui-même que la formation décrite par lui sous le nom d'appareil réticulaire correspondait au chondriome, et donne dans son ouvrage ultérieur une description détaillée du chondriome de la cellule cartilagineuse ainsi que de son appareil réticulaire, en notant la tendance de ces deux formations à des variations de forme considérables qui souvent les rapprochent au point de rendre quelquefois impossible leur distinction morphologique dans la cellule cartilagineuse.

Les méthodes appliquées par moi du traitement par le nitrate d'argent et l'acide osmique permettent, dans les jeunes cellules cartilagineuses, en dehors du point d'ossification, de colorer facilement la formation noduleuse, située dans une proximité immédiate du noyau, qu'elle ne surpasse pas en dimensions et souvent enveloppe en partie (fig. 1,r).

Par son aspect et sa situation, cette formation correspond parfaitement à l'appareil réticulaire des cellules embryonnaires, conjonctives et autres, décrites par moi (1912) à l'aide de la méthode de Golgi. Les éléments composants de cette formation, qu'il faut appeler, comme le fait Perroncito,

dictyosomes, pour les distinguer des chondriosomes, se présentent sous l'aspect de filaments courbes et épineux s'anastomosant entre eux et portant des renflements de forme irrégulière. Des grains et des grumeaux isolés, d'une forme également irrégulière et noduleuse, y adhèrent sans y être liés. Parfois l'appareil réticulaire n'offre aucun aspect d'unité, mais se compose entièrement d'un groupe de grains et de grumeaux pareils. Ce qui est caractéristique pour lui, c'est sa position localisée dans la cellule cartilagineuse, et aussi, jusqu'à un certain point, la forme de ses éléments constituants, les dictyosomes, qui parfois se distinguent assez nettement par leur aspect rude et noduleux des éléments plus frêles du chondriome. La formation sphérique que Meves représente dans les jeunes cellules cartilagineuses et qu'il désigne sous le nom de „centrothèque" (Meves, 1910, fig. 11—14) correspond parfaitement, par sa forme, ses dimensions et sa position dans la cellule, à l'appareil réticulaire. Ce qui confirme encore ma supposition, c'est que, dans les autres cellules, par exemple dans les ostéoblastes, Meves ne trouve pas de formation pareille, nettement délimitée, mais croit que la région claire, disposée près du noyau et dépourvue de chondriosomes, lui correspond. Et pourtant dans cette même région (sphère), comme je l'ai signalé pour plusieurs cellules, et comme le note avec raison Ramon-Cajal (1915) pour les ostéoblastes, se trouve l'appareil réticulaire, qui reste, lors de l'application de la méthode de Meves, ou absolument imperceptible (dans les ostéoblastes) ou très faiblement coloré (dans les cellules cartilagineuses).

Dans la période de la karyokinèse de la cellule cartilagineuse (fig. 1,rm), cette formation se dissocie en éléments assez menus. ayant la forme de bâtonnets courts, de grumeaux et de granules qui se disséminent dans toute la cellule, sauf la région du fuseau, et qui, vers la fin du processus de la division de la cellule, forment une nouvelle accumulation de ces éléments auprès de chaque noyau fils, accumulation qui, plus tard, se transforme en appareil réticulaire de la cellule fille. Dans les cellules cartilagineuses en division, on peut observer ainsi, par rapport à leur appareil réticulaire, un phénomène observé d'abord par Perroncito dans les cellules

séminales en évolution de *Paludina* qu'il nomme la dictyokinèse et que j'ai décrit plus tard (1912) dans plusieurs cellules en division (épithéliales, conjonctives) des animaux supérieurs. Ce phénomène a été aussi confirmé par Barinetti (1912), Cajal (1915) et d'autres.

Lors de la division amitotique des jeunes cellules cartilagineuses, souvent observable dans les parties périphériques du modèle cartilagineux de l'os futur, de même que dans les régions cartilagineuses les plus rapprochées du point d'ossification, l'appareil réticulaire est tout d'abord logé dans l'invagination du noyau étranglé, et ensuite entre les noyaux fils nouvellement formés; il ne se dissocie pas et ne présente qu'un certain accroissement de sa masse. Avec l'écartement ultérieur des noyaux et le commencement de la division du protoplasma, l'appareil réticulaire se boursoufle quelque peu et paraît se diviser en deux parties qui formeront les appareils réticulaires des cellules filles. Sous ce rapport, l'appareil réticulaire des cellules cartilagineuses présente les mêmes particularités que celles que j'ai eu déjà l'occasion d'observer (1912) lors de l'amitose des cellules épithéliales et autres, c'est-à-dire que, contrairement à la karyokinèse, les phénomènes de la dissociation de l'appareil réticulaire en éléments menus, ne s'observent pas lors de la division amitotique des cellules cartilagineuses.

Outre l'appareil réticulaire, les procédés du traitement par le nitrate d'argent et l'acide osmique permettent de colorer dans les jeunes cellules cartilagineuses des filaments de diverse longueur, des bâtonnets recourbés et des grains épars dans tout le protoplasma de la cellule (fig. 1,m). Ils correspondent parfaitement aux formations décelées ici par les procédés de Meves, Regaud et d'autres méthodes mitochondriales, et rapportées par les auteurs aux éléments du chondriome. Ils sont inégalement et irrégulièrement disséminés dans toute la cellule, et ce n'est qu'à la périphérie de l'appareil réticulaire qu'on peut souvent observer une certaine accumulation de ces éléments, dont les chondriocontes les plus longues sont fréquemment disposées radialement par rapport à l'appareil réticulaire.

Lors de la karyokinèse de la cellule cartilagineuse, comme l'ont observé Pensa (1913) et Torraca (1914), et comme

je l'ai observé moi-même sur les préparations traitées par le nitrate d'argent et l'acide osmique, le chondriome se dissocie en éléments menus (bâtonnets et grains, fig. 1, rm) se disposant plus ou moins régulièrement dans toute la cellule à l'exception du fuseau, où ils font ordinairement défaut.

Après la formation des noyaux fils et la division de la cellule, les éléments du chondriome reprennent graduellement leur aspect ordinaire et la disposition propre aux cellules au repos.

Il est très caractéristique que les traitements par le nitrate d'argent et l'acide osmique décèlent dans les cellules cartilagineuses, dans certains cas des appareils réticulaires, exclusivement, dans d'autres les éléments du chondriome seulement, parfois, plus rarement, les deux sortes de formations à la fois. Les variations d'imprégnation mentionnées peuvent être observées sur la même préparation, dans différentes zônes du cartilage. Cependant il ne faut pas attribuer ce phénomène à quelque différence dans l'état des cellules cartilagineuses: autrement dit, on ne saurait l'expliquer par le fait que certaines cellules cartilagineuses ne renfermeraient au moment donné que l'appareil réticulaire, d'autres que le chondriome, d'autres enfin ces deux formations à la fois: l'étude de toute une série de préparations, traitées d'après les mêmes procédés, notés plus haut, sert à nous convaincre de la présence permanente, dans les jeunes cellules cartilagineuses, de l'appareil réticulaire, de même que du chondriome, et cela à peu près sous la même forme, ci-dessus mentionnée. Quant à divers cas de la coloration différente de ces formations dans diverses cellules cartilagineuses, il faut l'attribuer, en partie au caractère des procédés de l'imprégnation par le nitrate d'argent et l'acide osmique, qui se manifeste aussi, comme on sait, dans beaucoup d'autres cas de l'application de ces réactifs, en partie à la différence très probable de la composition chimique du chondriome et de l'appareil réticulaire. L'appareil réticulaire fait défaut dans les jeunes cellules cartilagineuses comme formation isolée, localisée, intracellulaire, seulement dans la période de la karyokinèse quand il se dissocie, comme il a été dit plus haut, en éléments menus, perdus au milieu des éléments, menus

aussi, du chondriome, lors de leur coloration simultanée. Mais dans ces cas on réussit souvent aussi à distinguer au milieu de la granulation mitochondriale générale de la cellule, traitée par le nitrate d'argent et l'acide osmique, des grains et des amas plus gros et plus anguleux, appartenant à l'appareil réticulaire dissocié, et des bâtonnets grêles, sinueux et droits, ainsi que des granules plus menus, appartenant au chondriome (fig. 1, Net 8, rm.), ce qui devient encore plus manifeste si l'on observe les variations de ces formations dans les phases successives de la karyokinèse de la cellule. Enfin assez souvent, au lieu de l'appareil réticulaire noduleux et d'éléments du chondriome d'une forme déterminée, on n'observe dans toutes les cellules cartilagineuses qu'une granulation rude, d'une forme indéfinie qui envahit toute la cellule. En comparant de nouveau les nombreuses préparations traitées par le même procédé, il n'est pas difficile d'en venir à la conclusion que, dans ce dernier cas, nous avons affaire à une fixation et une coloration défectueuses des formations étudiées, qui acquièrent artificiellement une forme qui ne leur est pas propre et qui n'est pas caractéristique, comme cela a été souvent observé lors de l'application des autres méthodes mitochondriales (Meves, Regaud et d'autres): c'est ce qu'ont noté maintes fois Levi, Dubreuil et d'autres auteurs. Ainsi l'étude minutieuse des cellules cartilagineuses sur les préparations imprégnées par l'acide osmique ou le nitrate d'argent, de même que traitées par différentes méthodes mitochondriales, nous permet de nous convaincre de la présence incessante du chondriome et de l'appareil réticulaire, qui y revêtent des formes différentes. L'absence d'une de ces formations qu'on peut quelquefois observer, doit être considérée comme accidentelle, due à l'imperfection des méthodes.

En raison de la faculté du chondriome et de l'appareil réticulaire de se colorer par le nitrate d'argent et l'acide osmique, et du fait que l'appareil réticulaire, lors de la karyokinèse de la cellule, se dissocie en éléments (dictyosomes), souvent difficilement distinguables des courtes chondriocontes et des mitochondries, on pourrait conclure que l'appareil réticulaire et le chondriome de la cellule cartilagineuse, comme je l'ai déjà noté pour les ostéoblastes, les cellules embryonnaires et quel-

ques autres, et comme l'admettent en général Meves, Dusberg, Dubreuil et d'autres, se présentent comme des formations fort voisines, si ce n'est identiques.

En effet, si on exclut les cas où le chondriome de la cellule cartilagineuse a été par méprise décrit (avant les observations sur les mitochondries) comme appareil réticulaire (Pensa, 1901), ce qui fournissait aux partisans de l'identité de ces formations (Meves, Dubreuil et d'autres) une confirmation de leur opinion, quoiqu'on ait découvert plus tard dans la cellule cartilagineuse une formation indépendante correspondant à l'appareil réticulaire des autres cellules (Bergen, Barinetti, Pensa et d'autres), il n'en est pas moins vrai qne les formations en question ont beaucoup de traits communs. L'appareil réticulaire de la cellule cartilagineuse se présente comme une partie du chondriome d'une plus grande densité, située, comme dans quelques autres cellules, dans la région du centre cellulaire, dans la sphère entourant le centriole. On y peut souvent distinguer un petit espace sphérique (la partie interne de la centro-sphère) entouré de tous côtés par les filaments sinueux de l'appareil réticulaire, se transformant parfois d'une manière imperceptible en filaments du chondriome. En outre, lors de l'accroissement de la masse du chondriome dans la cellule en évolution, les mitochondries et les chondriocontes forment leurs plus grandes accumulations sur la périphérie de l'appareil réticulaire, dont la substance paraît bien participer à la formation des éléments du chondriome. Quelques chondriocontes plus longues liées par leurs extrémités avec l'appareil réticulaire, paraissent en émerger. Dans d'autres cas, par exemple le rétablissement des appareils réticulaires noduleux dans les cellules filles pendant la karyokinèse aux dépens des éléments épars dans la cellule, quelques chondriocontes courtes participent visiblement à la formation de l'appareil réticulaire localisé, ce que l'on peut observer dans les cellules en division avec les éléments du chondriome et de l'appareil réticulaire simultanément colorés. En un mot, ces deux formations dans la cellule cartilagineuse présentent non seulement cette proximité morphologique visible, notée déjà par Pensa (1913), mais encore la faculté probable d'une transformation mutuelle, ce qui peut

être facilement observé à l'aide des procédés qui les colorent simultanément.

Cependant, malgré la proximité notée entre l'appareil réticulaire et le chondriome, je trouve néanmoins juste et nécessaire de distinguer ces deux formations. Je base mon opinion sur les considérations suivantes.

1) Lors de l'application de divers procédés mitochondriaux (Benda, Meves, Regaud, Champy et d'autres, de même que du procédé d'Altmann), l'appareil réticulaire se prête fort peu à la coloration par l'hématoxyline ferrique, la fuchsine et les autres couleurs employées dans ces cas, et dans ces conditions reste le plus souvent complètement invisible; néanmoins il se conserve bien dans la cellule, ce qui peut être établi par son imprégnation par l'acide osmique après plusieurs fixations mitochondriales. Ceci prouve indubitablement la différence considérable de la composition chimique des mitochondries et de l'appareil réticulaire.

2) Cette différence de la composition chimique de ces formations est encore démontrée par les cas très fréquents d'une coloration non simultanée lors de l'application des procédés de Golgi, de Sjövall, de Cajal également aptes à colorer les mitochondries et l'appareil réticulaire.

3) La situation localisée de l'appareil réticulaire (dans la région de la centro-sphère) et ses limites nettement visibles permettent de le distinguer avec précision au milieu du chondriome, disséminé dans toute la cellule.

4) La dissemblance morphologique des formations en question se manifeste dans la forme différente des éléments constituants de l'appareil réticulaire, les dictyosomes (d'un aspect plus rude et d'une forme irrégulière et anguleuse), et des éléments du chondriome (d'une forme plus nettement et régulièrement circonscrite); cette différence de forme peut être aussi observée pendant la division karyokinétique de la cellule, quand ces deux formations se dissocient en nombreux éléments miniscules, épars dans le protoplasma.

Tout cela, à ce qu'il me paraît, ne permet pas d'identifier l'appareil réticulaire de la cellule cartilagineuse avec son chondriome et nous oblige à les considérer, avec Golgi,

Perroncito, Cajal et d'autres, comme des formations intracellulaires absolument indépendantes. Quant à l'aspect de leur transformation mutuelle, il peut être expliqué non pas par l'identité de ces formations, mais seulement par leur faculté de varier leur constitution, ce qui a lieu aussi lors de la sécrétion et dans quelques autres cas.

Variations du chondriome et de l'appareil réticulaire des cellules cartilagineuses au niveau du point d'ossification.

Si l'appareil réticulaire et le chondriome de la cellule cartilagineuse présentent des variations très caractéristiques dans la période de la karyokinèse et de la division amitotique de la cellule, une question se pose: quelles particularités présentent ces formations dans la période des changements consécutifs qu'éprouvent les cellules cartilagineuses au niveau du point d'ossification lors du développement enchondral du tissu osseux?

Les observations peu nombreuses faites à ce sujet sont loin d'être suffisantes pour l'esquisse d'un tableau complet de ces variations et l'appréciation de leur caractère. Renaut (1911), Dubreuil (1913), Pensa (1913) ont observé à l'aide de divers procédés mitochondriaux de longues chondriocontes filiformes dans les cellules cartilagineuses vésiculeuses, de même que des éléments mitochondriaux plus ténus, provenant, d'après des observations de Pensa, des longues chondriocontes par la voie d'une division granuleuse de leurs extrémités.

Mais les auteurs ne déterminent pas avec précision la destinée de ces formations lors des variations ultérieures de la cellule cartilagineuse vésiculeuse. Dubreuil admet la participation active des chondriosomes à l'activité sécrétoire de la cellule cartilagineuse vésiculeuse lors de la formation de ses vacuoles raghiocrines et des grains de sécrétion, mais il n'a pas observé cette participation, c'est-à-dire n'a pas vu de formes transitoires consécutives entre les chondriosomes et les éléments de la sécrétion, et n'appuie

son opinion que sur la réduction de la masse du chondriome dans la cellule.

Pensa (1913), en décrivant l'accroissement considérable de la masse du chondriome dans les cellules vésiculeuses, comparativement aux cellules discoïdales de la zône sériale du cartilage, remarque que ce fait correspond fort peu à l'idée répandue de la dégénérescence et de la mort des cellules vésiculeuses, et que, tout au contraire, le développement considérable du chondriome témoigne plutôt de la vitalité intense de ces cellules.

Dans tous les cas, si les cellules vésiculeuses périssent, la mort, d'après Pensa, doit les frapper inopinément, car, même dans la zône du cartilage en destruction, ces cellules possèdent encore un chondriome très développé. Torraca (1914) soutient une autre opinion: il démontre que les cellules cartilagineuses du point d'ossification éprouvent graduellement des variations regressives, et qu'en même temps leur chondriome devient le siège de phénomènes désintégratifs (chondriorhexis) en se transformant dans les cellules vésiculeuses en un petit groupe de granulation résiduelle.

Quant à l'appareil réticulaire, cette formation, selon les observations de Pensa (1913) et de Cajal (1915), s'accroît considérablement dans ses dimensions lors de la transformation des cellules discoïdales en cellules vésiculeuses; les filaments qui les forment se détachent avec plus de netteté, et toute la formation prend l'aspect d'un réseau à mailles larges, disposé autour du noyau et remplissant une partie considérable de la cellule. On a peu de données précises sur le sort ultérieur de cette formation dans les cellules vésiculeuses. Pensa, de même que Cajal, note sa destruction, mais, tandis que Pensa n'a observé cette destruction que dans les cellules vésiculeuses aux capsules détruites et penche à croire que c'est l'effet d'une imprégnation insuffisante, Cajal note l'extrême réduction de l'appareil réticulaire avant la destruction de la substance fondamentale du cartilage, et explique cette destruction par la mort graduelle et la disparition des cellules cartilagineuses.

Les changements du chondriome et de l'appareil réticulaire dans les cellules cartilagineuses au niveau du point d'ossification sont, indubitablement, intimement liés avec les

variations des cellules cartilagineuses elles-mêmes, et répondent à la destinée ultérieure de ces cellules, laquelle, néanmoins, peut ne pas être la même pour chaque cellule.

Avant tout on aperçoit une accumulation graduelle des éléments du chondriome et l'accroissement des dimensions de l'appareil réticulaire dans les cellules cartilagineuses suivant la direction des régions non variées du cartilage vers la zône des cellules discoïdes. Cette accumulation de la masse de ces deux formations s'observe surtout dans les grosses cellules discoïdes; en même temps les chondriocontes comparativement longues des cellules de la zône précédente (fig. 1) y sont remplacées par de nombreux bâtonnets courts, droits et courbés, présentant parfois un caractère granuleux et l'aspect d'un chapelet (fig. 2, m). A côté d'eux on peut voir aussi des granules isolés, irrégulièrement disséminés ou sériés. En général, le chondriome de ces cellules acquiert un caractère fort fragmentaire et est surtout représenté par les menues formes des chondriosomes.

L'appareil réticulaire s'accroît aussi graduellement et revêt un aspect plus lâche dans les cellules discoïdes, à la suite de quoi les éléments qui le composent (dictyosomes) et forment un réseau, deviennent plus visibles (fig. 2, r). L'appareil réticulaire garde avec cela sa position ordinaire dans la cellule, dans une proximité immédiate du noyau, tandis que le chondriome envahit presque toute la cellule.

Lors de la transformation graduelle des cellules discoïdes en vésiculeuses, des changements visibles s'observent dans le chondriome. Déjà dans les plus grosses cellules discoïdes on peut voir l'apparition de longues chondriocontes, paraissant vouloir prendre une disposition radiaire dans la cellule (fig. 3); à côté des longues chondriocontes, les courtes viennent se disposer en séries discontinues, suivant la même direction. La réunion des courtes chondriocontes entre elles donne visiblement naissance aux fibres longues et grosses, qui atteignent un grand développement dans les cellules vésiculeuses et se présentent comme les éléments les plus caractéristiques de leur chondriome. Elles ont été observées par Laguesse, Renaut dans des cellules vivantes, de même que par Dubreuil, Pensa et autres à l'aide de divers procédés mitochondriaux.

Les longues chondriocontes se disposent dans les cellules vésiculeuses comme dans la région du protoplasma, entourant le noyau, où elles revêtent un aspect courbe et s'entrecroisent irrégulièrement, et surtout dans les parties périphériques de la cellule, où elles affectent visiblement une disposition radiaire (fig. 4), liées par une extrémité avec la région du protoplasma entourant le noyau, et par l'autre avec les parties superficielles de la cellule. Les chondriocontes se dirigent cependant vers la périphérie de la cellule non pas de toute la région du protoplasma entourant le noyau, mais seulement d'un seul point, la région dans laquelle est de préférence disposé l'appareil réticulaire, dont les longues chondriocontes divergent en tous sens, comme d'un centre, sous l'aspect de fils isolés ou bien de petits faisceaux (fig. 4, 5, 6, 11, 12). On peut aussi assez souvent observer la disposition pariétale des longues chondriocontes, affectant l'aspect de deux fils parallèles d'égale épaisseur, droits ou légèrement infléchis, dans la même direction (fig. 7), rappelant par leur aspect des chromosomes se dédoublant.

Ayant atteint la périphérie de la cellule, une partie des chondriocontes s'y terminent librement à la surface même de la cellule, l'autre partie fait un coude brusque et, se continuant plus loin, parallèlement à la surface de la cellule, forme dans les parties périphériques du protoplasma un réseau plus ou moins serré (fig. 11). Enfin certaines chondriocontes, se rapprochant de la surface de la cellule, se divisent, dichotomiquement ou en forme de T, en deux branches recourbées en sens inverse et se perdant dans les parties périphériques du protoplasma (fig. 5, m).

Quant à l'appareil réticulaire, lors de la transition de la cellule cartilagineuse de l'état discoïde en vésiculeux, il s'agrandit considérablement, se boursoufle, et laisse voir des tendances à la désagrégation en unités assez grosses (les dictyosomes) d'une forme irrégulière, noduleuse ou arrondie, qui se groupent d'abord à l'entour du noyau, en gardant en partie une certaine liaison entre elles (fig. 4, r). Bientôt, cependant, des dictyosomes séparés abandonnent la région du protoplasma entourant le noyau, pour émigrer vers la périphérie de la cellule, et se disposer dans les interstices entre les chondrio-

contes (fig. 10, r). Dans cet état de la cellule cartilagineuse, une liaison plus étroite s'observe en général entre son chondriome et l'appareil réticulaire, qui se traduit par une pénétration mutuelle de leurs formations à mesure de leur croissance graduelle dans la cellule. L'appareil réticulaire dans les cellules vésiculeuses n'a pas ces limites nettement circonscrites qu'on peut observer encore dans la majorité des cellules discoïdes. Non seulement dans les parties périphériques de la cellule vésiculeuse, mais encore au niveau du noyau, où les éléments de l'appareil réticulaire gardent toujours une disposition plus resserrée, ils sont parcourus dans toutes les directions par de nombreuses chondriocontes, ce qui fait qu'il est impossible de délimiter ses formations (fig. 4). Ce fait, cependant, n'empêche pas de distinguer les éléments de ces deux formations dans leur masse générale, car malgré leur grande proximité, ils gardent leurs particularités morphologiques caractéristiques, dont il a été parlé plus haut.

De telles variations du chondriome et de l'appareil réticulaire, observables dans les cellules cartilagineuses vésiculeuses, ne se produisent pas en même temps dans toutes les cellules de cette zone du cartilage et, en outre, sont sujettes à diverses fluctuations et variations.

Ainsi on observe assez souvent une désagrégation partielle et infime de l'appareil réticulaire, dont la masse principale conserve un aspect uni, noduleux ou réticulaire. D'un autre côté, les longues chondriocontes des cellules vésiculeuses peuvent se diviser en parcelles isolées de forme inégale qui se distribuent dans toute la cellule. Quelquefois une désagrégation simultanée de deux formations a lieu et la cellule se remplit d'une granulation abondante de différent calibre. La particularité la plus caractéristique et constante des cellules vésiculeuses, du moins dans la première période de leur existence, est l'état hypertrophié de leur chondriome et de leur appareil réticulaire. Les formes différentes qu'affectent ici ces formations sont liées avec l'activité fonctionnaire des cellules cartilagineuses et leur destinée ultérieure. Sous ce dernier rapport, il y a lieu de noter trois directions que suivent les variations des cellules cartilagineuses vésiculeuses dans le procès enchondral de la majorité des os, et qui les amènent à divers états définitifs:

1) l'activité sécrétoire intense, la désagrégation graduelle du protoplasma et la mort des cellules cartilagineuses, 2) la division karyokinétique des cellules cartilagineuses vésiculeuses, leur transformation en ostéoblastes et leur développement ultérieur en cellules osseuses, et 3) la transformation directe des cellules cartilagineuses vésiculeuses en osseuses.

Ces trois types de variations subies par les cellules cartilagineuses vésiculeuses peuvent être observés dans chaque processus enchondral simultanément, mais dans chaque cas isolé il y en a un des trois qui prédomine ordinairement, selon la région du squelette siège du processus et le moment, initial ou plus tardif, où il se déroule. Ainsi le premier des types notés, accompagné de la nécrose des cellules cartilagineuses, est principalement propre au processus diaphysaire des os longs, surtout dans sa première période. Dans les stades ultérieurs de ce processus, surtout dans les plaques épiphysaires cartilagineuses, les deux derniers types prédominent. Dans les épiphyses des os longs, dans certains os courts et menus du squelette, on rencontre principalement le deuxième et le troisième type, et dans des cas particuliers (par ex. dans les noyaux cartilagineux de la mâchoire inférieure) prédomine exclusivement le troisième type, qui amène la transformation directe du cartilage en os.

L'objet propre du présent article est moins la détermination du caractère que porte le processus enchondral des différentes parties du squelette, que l'élucidation du mécanisme interne de la métamorphose des cellules cartilagineuses et d'autres éléments qui y participent; différentes sections du squelette en évolution des Mammifères peuvent servir à ce but.

Calcification de la substance fondamentale du cartilage et mort des cellules cartilagineuses.

L'apparition des combinaisons de calcium dans la substance fondamentale du cartilage lors de l'ossification enchondrale sous la forme de granules de différentes dimensions, de corps sphériques, etc., a été observée par Solger (1900), Renaut et Dubreuil (1908), Prenant (1910) et plusieurs

autres à l'aide de divers procédés de coloration, de même qu'à l'aide de l'imprégnation de l'os non décalcifié par le nitrate d'argent d'après le procédé de Kossa (1901).

Gardner (1906) a observé à l'intérieur des cellules cartilagineuses au point de calcification une granulation spéciale, qu'il considère comme les sels de chaux qui, selon lui, se forment dans le protoplasma des cellules cartilagineuses.

Néanmoins le caractère du processus de la calcification de la substance fondamentale du cartilage se présente considérablement vague. Des investigations fort intéressantes sous ce rapport sont dues à Renaut (1911) qui les a faites sur les préparations non décalcifiées de l'os enchondral, in vita, conservant la préparation dans une solution isotonique imprégnée par divers colorants. D'après ses observations, dans la substance fondamentale du cartilage, près des capsules des cellules vésiculeuses, apparaissent d'abord des formations sphériques assez grosses, les boules de la calcification, renfermant un liquide avec de petits granules en suspension. De gros granules sphériques se développent ensuite à l'intérieur de ces boules; ce sont les grains de la calcification, qui consistent en substances minérales dans une enveloppe lipoïde. Ces granules, en s'accroissant et s'accumulant en grande quantité, se réunissent et forment à la surface des travées cartilagineuses une couche compacte de substance solide. La partie axiale de la travée cartilagineuse subit une liquéfaction (la chondrolyse). Comme l'auteur n'a observé de formations pareilles que hors des capsules cartilagineuses, il aboutit à la conclusion que les cellules cartilagineuses ne secrètent que des substances liquides, aux dépens desquelles se développent d'abord les boules et ensuite les granules de la calcification dans la substance fondamentale du cartilage. Quoique l'auteur n'ait pas donné de figure représentant ces formations, sa description détaillée élucide entièrement le tableau de tout ce processus de la calcification du cartilage, qui, à ma connaissance, n'a encore jamais été observé sous cette forme. Sur mes préparations, traitées par le nitrate d'argent et peu ou point décalcifiées, les boules de calcification décrites par Renaut avec les grains de calcification qui y sont ren-

fermés, peuvent être distinctement aperçus dans la substance fondamentale du cartilage dans la zône des cellules vésiculeuses, hors de leurs capsules (fig. 22), et ainsi ces préparations confirment pleinement ce qui a été observé par Renaut dans le tissu vivant. Cependant de telles formations se rencontrent aussi à l'intérieur des capsules cartilagineuses, dans le protoplasma des cellules cartilagineuses, et, par suite, tout le processus de la calcification de la substance fondamentale du cartilage décrit par Renaut se présente un peu autrement.

J'ai dit déjà que dans quelques cellules vésiculeuses le protoplasma est rempli de nombreux granules, d'un aspect anguleux et irrégulier, se colorant intensivement par le nitrate d'argent et l'acide osmique. Ces granules prennent naissance, autant qu'on peut en juger d'après une série d'aspects successifs de l'appareil réticulaire, à la suite de sa désagrégation complète ou partielle. Il est possible que les éléments granuleux du chondriome s'y mêlent, mais ce dernier conserve en général son caractère filaire et se désagrège bien plus tard, même dans les cellules qui périssent. Dans les parties périphériques d'une telle cellule, des vacuoles transparentes, de forme sphérique et nettement circonscrites, apparaissent à l'entour des granules isolés. Ordinairement près de la surface de la cellule on peut observer simultanément une quantité considérable de vacuoles pareilles, des dimensions les plus variées. Les vacuoles menues affectent l'aspect d'un petit anneau clair, encadrant un granule, les grosses atteignent à peu près la dimension du noyau de la cellule cartilagineuse et même la surpassent. Le contenu de la vacuole se présente comme absolument homogène, à l'exception de la partie centrale, où se trouvent les granules s'imprégnant fortement par le nitrate d'argent. Dans les vacuoles menues on ne trouve ordinairement qu'un granule (fig. 16,v_1), dans les plus grosses un groupe de granules minuscules (fig. 16,v_2). Ce groupe de granules possèdent une forme irrégulière et des dimensions différentes dans diverses vacuoles. Mais on voit des vacuoles dans lesquelles le groupe de granules occupant le centre affecte une forme sphérique (fig. 16,v_3): dans ce cas les granules se colorent par le nitrate d'argent avec moins d'intensité que dans

le cas précédent. Quelquefois dans le centre d'une telle formation s'observent un ou plusieurs granules intensivement colorés. Enfin dans certaines grosses vacuoles on trouve au lieu de granules un corpuscule homogène et sphérique avec une délimitation qui s'imprègne intensivement (fig. 16,v_4). Les dimensions relatives de ce corpuscule varient beaucoup: tantôt son diamètre est plusieurs fois moindre que celui de la vacuole où il se trouve, tantôt il y tient une place considérable et leurs limites ne sont séparées que par une étroite zône claire.

Entre toutes les formes mentionnées de ces vacuoles, on peut observer une série de transitions successives. Ainsi dans certaines vacuoles menues se trouvent assez souvent non pas un, mais deux ou trois granules très rapprochés; dans le centre du corpuscule sphérique homogène des grosses vacuoles on voit quelquefois un petit granule s'imprégnant fortement, etc. Il faut seulement noter qu'il n'existe pas de rapport absolu entre les dimensions des vacuoles et leur composition: souvent des vacuoles comparativement petites contiennent un corpuscule sphérique homogène, tandis que de plus grosses ne renferment qu'un groupe de granulations.

En comparant tous ces faits, il faut venir à la conclusion que les différents types de vacuoles ci-dessus décrits ne sont que l'expression de divers stades du même processus, savoir, la sécrétion par la cellule cartilagineuse d'une matière qui se présente comme une substance homogène spéciale, susceptible d'affecter une forme sphérique. Les éléments actifs de cette faculté de la cellule cartilagineuse se présentent sous la forme de granules, produits de la désagrégation de l'appareil réticulaire et, en partie, du chondriome.

Un tel granule produit autour de lui une substance homogène qui forme une vacuole de dimensions d'autant plus grandes que le granule était plus gros; la substance du granule se dépense graduellement dans ce cas.

Tout le processus s'accomplit par stades successifs. Dans le premier, une vacuole transparente se forme autour du granule; elle s'accroît graduellement. La partie du granule qui reste se dissocie ensuite en menus granules qui se groupent dans le centre de la vacuole. Un corpuscule sphérique

se forme de ces granules à l'intérieur de la vacuole; dans ce corpuscule, les granules disparaissent graduellement et le corpuscule s'accroît. Quelquefois, dans de très grosses vacuoles, dans le centre d'un pareil corpuscule sphérique, apparaît, aux dépens des granules restants, une nouvelle formation sphérique, la troisième. A mesure de l'accumulation de la substance homogène de la vacuole, la faculté d'imprégnation des granules au nitrate diminue graduellement, mais se déplace sur les lignes de délimitation des formations sphériques concentriquement renfermées l'une dans l'autre et provenant de ces granules. Dans les vacuoles mûres, la limite du corpuscule sphérique, fort accru, se confond avec la limite de la vacuole elle-même.

Au fur et à mesure de l'accumulation de pareilles vacuoles dans les parties périphériques de la cellule, les couches intermédiaires du protoplasma qui les séparent les unes des autres, et de la substance fondamentale du cartilage s'amincissent graduellement et disparaissent, à la suite de quoi les vacuoles entrent en communication entre elles et avec la substance fondamentale du cartilage. Cette dernière paraît se présenter comme parfaitement pénétrable par les vacuoles, car souvent on peut voir une vacuole dont une moitié fait saillie dans la cavité du cartilage et l'autre est plongée dans sa substance fondamentale. Les vacuoles, en émigrant de la cavité du cartilage, où elles s'accumulent de plus en plus, dans la substance fondamentale du cartilage, imprègnent les travées cartilagineuses en gardant leur forme sphérique ou bien en se déformant à la suite d'une pression réciproque. Dans la partie axiale de la large travée cartilagineuse s'observent principalement des boules sphériques, et dans les parties superficielles, de même que dans les minces travées cartilagineuses, les limites entre vacuoles prennent une configuration polygonale et souvent disparaissent tout à fait, à la suite de quoi la substance fondamentale du cartilage s'imprègne ici entièrement par la substance des anciennes vacuoles.

Que représente la substance des vacuoles d'après sa composition chimique, il est certes très difficile de le dire, faute de réactions microchimiques précises. A en juger par sa provenance des éléments de l'appareil réticulaire et du

chondriome, on peut supposer qu'il n'est pas privé de substances lipoïdes. Mais il y a aussi beaucoup de vraisemblance que ces vacuoles se présentent ici comme boules de calcification et renferment par conséquent des combinaisons quelconques de calcium. Cependant ces dernières, tant que la vacuole se trouve dans la cavité du cartilage, n'y peuvent être qu'à l'état liquide, dissoutes: autrement il serait très difficile d'expliquer des aspects manifestes de migration des vacuoles de la cavité du cartilage dans la substance fondamentale du cartilage.

Je ne prends pas sur moi de juger si de pareilles vacuoles (boules de calcification) peuvent se former indépendamment dans la substance fondamentale du cartilage, comme Renaut l'a observé, mais le fait de leur apparition à l'intérieur des cavités du cartilage est hors de doute.

Le corps de la cellule cartilagineuse se réduit graduellement pendant ce processus. Ses longues chondriocontes se dissocient définitivement en bâtonnets courts et en granules (fig. 16, rm); le noyau se plisse et disparaît. Le corps se fragmente enfin, et la cavité du cartilage s'emplit de nombreuses vacuoles sphériques, au milieu desquelles s'observent encore de petits grumeaux isolés et amorphes, les restes du protoplasma, qui disparaissent aussi plus tard (fig. 17, 18, 20, 21, p).

L'éclatement de la cavité du cartilage révèle différents stades de destruction d'une telle cellule, mais le plus souvent la destruction s'achève après rupture de la capsule cartilagineuse. Le tissu ostéoblastique s'insinue dans l'ouverture formée et ce ne sont souvent que les prolongements des ostéoblastes qui y pénètrent, poussés par une croissance accélérée, se poursuivant entre les vacuoles sphériques non encore disparues de la cavité cartilagineuse (fig. 21). Avec la croissance de ces prolongements, une couche de jeune substance osseuse apparaît dans la cavité du cartilage.

De telle sorte, le processus ci-dessus de sécrétion dans la cellule cartilagineuse globuleuse amène sa destruction. Si l'on admet que les boules de calcification sont ici les résultats de cette sécrétion, la cellule cartilagineuse subit dans ce cas comme une entière dégénérescence calcaire, que l'on peut comparer au processus observé dans certaines glandes,

comme la glande sébacée, la glande mammaire, dont plusieurs cellules, à la suite d'une activité secrétoire intense, aboutissent à une complète dégénérescence graisseuse.

Multiplication des cellules vésiculeuses cartilagineuses.

La quantité des cellules vésiculeuses cartilagineuses subissant la destruction est assez inconstante et varie considérablement selon la partie du squelette où d'accomplit le processus enchondral et selon les différents moments de ce processus. On en observe une quantité considérable dans la partie axiale de la diaphyse des os, surtout dans la première période du processus enchondral. Sur chaque préparation, indépendamment de son traitement préalable, de telles cellules sont facilement reconnaissables à leur noyau pycnotique et à leur corps fortement déformé.

Mais à côté des cellules périssantes, dans chaque cas isolé on peut observer une certaine quantité de cellules vésiculeuses avec un noyau parfaitement normal; dans ce cas une partie de ces cellules se trouvent dans divers stades de division karyokinétique.

La multiplication des cellules cartilagineuses sur la ligne d'ossification par la voie de kyriokinèse a été observée maintes fois (Brachet, 1908, et d'autres), mais est niée absolument par quelques auteurs (Klinz, 1911, etc.). Les désaccords dans cette question, dont la solution ne paraît guère devoir offrir aucune difficulté, s'expliquent par le fait, que la plupart des figures karyokinétiques au milieu des cellules vésiculuses du cartilage sont observées dans les cavités cartilagineuses déjà complètement ou à moitié détruites et peuvent être facilement rapportées aux cellules embryonnaires de la moelle des os. Cependant on peut quelquefois observer la division de la cellule vésiculeuse cartilagineuse dans la cavité intacte. J'ai eu l'occasion d'observer plusieurs fois des cas pareils, surtout chez les embryons humains. Une de ces cellules, dans le stade du monaster, est reproduite sur la fig. 8. Le corps de la cellule en voie de division se détache tant soit peu de la

capsule, gardant sa forme sphérique; on n'aperçoit pas de vacuoles dans le protoplasma, les éléments du chondriome et de l'appareil réticulaire y sont nettement accusés.

Mais même dans les cavités cartilagineuses détruites les cellules cartilagineuses en division distinguent facilement des cellules de la moelle osseuse, par les dimensions des cellules cartilagineuses plus grosses, par le protoplasma plus transparent, par le caractère du chondriome et d'autres indices se révélant par comparaison avec les cellules des parties du cartilage non détruites. Voilà pourquoi je crois qu'il n'y a aucune raison pour nier la multiplication karyokinétique des cellules cartilagineuses dans la zône du cartilage en destruction.

Transformation des cellules cartilagineuses en cellules osseuses.

Les cas de transformation des cellules cartilagineuses en cellules osseuses ont été maintes fois décrits, et en dernier lieu par Ziba (1911), Pensa (1913) et d'autres. Dans ce cas, l'apparition de la jeune substance fondamentale de l'os, pouvant être différenciée et colorée par certaines couleurs surtout acides, autour de la cellule cartilagineuse, sert ordinairement de criterium principal dans la solution de cette question. Cet indice se présente, néanmoins, comme fort peu constant, surtout dans les stades initiaux de ce processus qui sont les plus importants pour résoudre la question, de même que dans les cas fréquents où la substance osseuse n'entoure pas la cellule cartilagineuse et ne fait qu'y adhérer d'un côté, sans parler de ce qu'ainsi, nous n'élucidons pas le mécanisme du processus.

En appliquant, pour la première fois, à l'os en évolution la méthode de l'imprégnation par le nitrate d'argent[1]), j'ai

[1]) Le nitrate d'argent a été employé par Kossa (1901) et d'autres pour l'imprégnation des dépôts calcaires dans la substance fondamentale de l'os et du cartilage, de même que par Novikoff (1910) pour l'imprégnation des canalicules osseux sur les coupes de l'os adulte. Encore plus tôt Tirelli (1890), Vivante (1892), Bouin (1899) ont employé le nitrate d'argent pour l'imprégnation des canalicules osseux, en appliquant la méthode chromo-argentique (ancienne méthode de Golgi).

établi (Deineka, 1914) que, lors du développement des cellules osseuses, les ostéoblastes émettent des prolongements spéciaux, d'abord fort courts, s'allongeant ensuite, entre lesquels s'insinue la substance fondamentale de l'os. Ils possèdent la faculté élective de s'imprégner par le nitrate d'argent et présentent un aspect si caractéristique qu'ils accusent pleinement par leur présence la transformation commencée de l'ostéoblaste en cellule osseuse. J'ai nommé ces prolongements secondaires pour les distinguer des prolongements transmis à l'ostéoblaste par la cellule mésenchymateuse indifférente dont il se développe, ou prolongements primaires. Ces derniers, contrairement à l'opinion de Spuler (1897), de Dubreuil (1911) et d'autres, qui les envisagent comme prolongements préformés de la cellule osseuse future, ne participent que faiblement à la formation des prolongements définitifs de la cellule osseuse et ne leur ressemblent aucunement ni comme quantité, ni comme caractère. Les prolongements de la cellule osseuse se forment à nouveau, croissant directement du corps de l'ostéoblaste; quant à ses prolongements primaires, ils disparaissent entièrement en grande partie, et il ne reste que les parties initiales des plus gros d'entre eux. La formation de la substance fondamentale de l'os est intimement liée avec l'apparition des prolongements secondaires de l'ostéoblaste.

Ainsi donc, la méthode du traitement par le nitrate d'argent, décelant facilement les prolongements secondaires des ostéoblastes, nous donne un procédé sûr pour déterminer d'une manière précise le caractère osseux d'une cellule en évolution, même dans les moments initiaux de sa transformation en cellule osseuse. En employant cette méthode pour l'étude des variations ayant lieu dans les cellules cartilagineuses de la ligne d'ossification, on peut facilement constater que quelques cellules, au lieu de présenter les caractères de la destruction, émettent des prolongements courts typiques caractérisant le stade initial du développement de la cellule osseuse. Comme la jeune cellule cartilagineuse, en se développant d'une cellule indifférente de mésenchyme, avait pu déjà posséder dans le temps des prolongements (primaires) qui disparaissent à la formation de la substance fondamentale du

cartilage entre les cellules, les nouveaux prolongements apparaissant au niveau de la cellule cartilagineuse sur la ligne d'ossification méritent par conséquent aussi le nom de prolongements secondaires. Une seule question se pose: de quelle manière et à quel moment les prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse se développent-ils, et quelle est leur destinée ultérieure?

A cet égard, on peut noter plusieurs cas différents dans le mode de ce processus, selon la quantité de cellules cartilagineuses logées dans une cavité et le moment de l'éclatement de cette dernière. D'ailleurs la différence n'a trait qu'à la forme que prend dans ce cas la cellule cartilagineuse, le processus restant le même dans tous les cas.

La cavité cartilagineuse non détruite renferme ordinairement une cellule vésiculeuse, mais certaines cavités, en raison de la multiplication mentionnée des cellules cartilagineuses, contiennent souvent 2—3 et quelquefois tout un groupe de cellules cartilagineuses d'un volume un peu moindre. Dans les deux cas, les prolongements secondaires peuvent se développer au niveau de la cellule cartilagineuse avant l'ouverture de la cavité cartilagineuse de même qu'après sa destruction, c'est-à-dire quand la cellule cartilagineuse pénètre déjà dans les éléments de la moelle osseuse embryonnaire. Il y a enfin quelques cavités cartilagineuses qui ne s'ouvrent pas du tout et dont les cellules cartilagineuses restent longtemps isolées des autres éléments, avec lesquels elles ne prennent contact qu'après le développement et la croissance de leurs prolongemeuts secondaires. Quoique le tableau le plus typique de la transformation de la cellule cartilagineuse en osseuse ne puisse être observé que précisément dans ce dernier cas, c'est-à-dire dans les cavités cartilagineuses restant closes, la méthode d'imprégnation des prolongements secondaires par le nitrate d'argent permet d'étudier la question aussi dans les cavités cartilagineuses en destruction, et c'est là le premier cas par lequel il convient de commencer l'étude détaillée, comme par le plus fréquent dans le développement enchondral de l'os.

Déjà, lors de la transformation de la cellule discoïde en vésiculeuse, a lieu, comme on l'a vu plus haut, un changement considérable dans la distribution de certaines for-

mations intracellulaires; ce changement se traduit en particulier par ce que les courtes chondriocontes sont remplacées par des fils longs et gros, prenant de préférence une disposition radiaire dans les parties périphériques et montrant des tendances à se bifurquer et à s'anastomoser. Une telle disposition des longues chondriocontes dans la cellule paraît dépendre moins de l'activité du chondriome, qui se traduit surtout par une accumulation intense de leur masse, que d'autres variations intracellulaires que les éléments du chondriome peuvent subir, plus ou moins passivement. C'est qu'en même temps de nombreuses vacuoles sphériques de toutes dimensions apparaissent dans les parties périphériques du protoplasma: ces vacuoles se développent autour des granules, dont la substance diminue alors graduellement et disparaît comme si elle se dissolvait dans le contenu de la vacuole.

A la suite de la formation de nombreuses vacuoles, le protoplasma de la couche périphérique de la cellule cartilagineuse revêt un aspect spongieux, mais conserve son caractère plus dense dans les parties profondes de la cellule, autour du noyau. Quelques vacuoles dépassent la surface de la cellule et passent dans la substance fondamentale du cartilage à leur place, de nouvelles vacuoles se constituent. Les couches intermédiaires du protoplasma entre les vacuoles s'amincissent graduellement, et finissent par disparaître tout à fait, à la suite de quoi les vacuoles avoisinantes fusionnent et forment une seule masse. Il ne reste ici du protoplasma que des bandelettes plus ou moins grosses, unissant la zône dense du plasma située autour du noyau, avec la surface de la cellule. A la surface de la cellule, le protoplasma perd aussi son caractère de couche compacte, et, grâce aux nombreuses lésions des vacuoles, revêt l'aspect d'un réseau composé de bandelettes assez grosses, liées entre elles et avec d'autres bandelettes pareilles qui partent en rayonnant de la région entourant le noyau du protoplasma vers la périphérie de la cellule. Les vacuoles refoulent dans ces bandelettes les chondriocontes des parties périphériques de la cellule, qui y prennent, de ce fait, une disposition répondant à l'orientation et à la disposition des bandelettes ci-dessus du protoplasma. On peut s'en convaincre en comparant de pareilles cellules, avec des chondrio-

contes colorées, dans un cas (fig. 4), et des bandelettes imprégnées, dans l'autre (fig. 9).

Plus tard, les cordes du protoplasma contenant des chondriocontes s'amincissent peu à peu et acquièrent l'aspect de fins prolongements, nettement délimités, divergeant de la zône du protoplasma entourant le noyau, et s'anastomosant entre eux. Les chondriocontes y disparaissent; les vacuoles ont à ce moment fusionné en une masse homogène ou finement granuleuse remplissant tous les interstices entre les bandelettes grêles du protoplasma, qui acquièrent maintenant la propriété de se colorer intensivement lors de l'imprégnation par le nitrate d'argent.

Les bandelettes grêles naissant ainsi dans la partie périphérique du protoplasma se présentent comme de nouveaux prolongements ou des prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse, qui a déjà perdu son caractère initial et s'est transformée en une cellule étoilée, comparativement petite, émettant de nombreux prolongements minces dont les interstices sont remplis d'une substance homogène. Ainsi, par la voie de variations intracellulaires successives, la cellule cartilagineuse revêt le caractère d'une jeune cellule osseuse (ostéoblaste); seule la zône plus dense du protoplasma de la cellule cartilagineuse qui entoure le noyau, se transforme en corps de la cellule osseuse; quant à ses prolongements, ils se substituent à la zône périphérique du protoplasma de la cellule cartilagineuse.

Si la cavité cartilagineuse renfermait deux ou plusieurs cellules cartilagineuses, les prolongements secondaires de chacune de ces cellules s'anastomosent très tôt entre eux et forment un réseau commun de fins prolongements, dans lequel on peut cependant observer longtemps les limites séparant le territoire de chacune de ces cellules, sous la forme de petits renflements, à l'endroit où étaient anastomosés les prolongements des cellules voisines (fig. 44, c). Dans chaque cellule de ce groupe, les prolongements secondaires se développent presque simultanément de tous les côtés de la cellule, la transformant en jeune cellule osseuse aux prolongements courts.

Mais dans les cavités cartilagineuses renfermant une seule cellule cartilagineuse, ce processus s'accomplit un peu autre-

ment. Avant la formation des prolongements secondaires, une ou plusieurs vacuoles fort grosses apparaissent dans la cellule; elles refoulent le noyau et le protoplasma vers la face interne de la cavité cartilagineuse, et c'est ainsi que la cellule cartilagineuse affecte en coupe la forme semi-lunaire, et in toto présente une sorte de coupelle profonde, logée dans la cavité cartilagineuse. Dans le fond large de cette coupelle est logé le noyau de la cellule cartilagineuse, et tout son intérieur est occupé par une vaste vacuole, parcourue par les peu nombreuses bandelettes du protoplasma ne renfermant pas de mitochondries. Les prolongements secondaires se développent dans cette cellule non pas du côté de la grande vacuole, mais seulement dans la partie du protoplasma avoisinant directement la face interne de la cavité cartilagineuse.

La jeune cellule osseuse qui, à la suite du processus ci-dessus, dérive d'une telle cellule cartilagineuse, conserve d'abord sa forme semi-lunaire en coupe. Mais on doit déjà distinguer dans cette nouvelle cellule deux zônes nettement différenciées: la zône du protoplasma environnant le noyau, ou, proprement, le corps de la cellule osseuse (fig. 35), et l'ancienne zône périphérique de la cellule cartilagineuse, qui adonné naissance à de nombreux prolongements et à la substance fondamentale (osséoïde) (fig. 35,b) qui comble tous les interstices entre eux.

C'est ainsi que tout le territoire occupé par la jeune cellule osseuse répondant au corps de l'ancienne cellule cartilagineuse, et non pas le corps seul de cette cellule, affecte la forme semi-lunaire. Quant au corps de la cellule osseuse, il présente l'aspect d'une plaque relativement petite, légèrement courbée, de forme lenticulaire, disposée parallèlement à la face interne de la cavité cartilagineuse et renfermant le noyau dans sa partie évasée. De nombreux prolongements divergent en tous sens du bord mince de cette plaque; ils s'orientent aussi parallèlement à la face interne de la cavité cartilagineuse et épousent sa courbure (fig. 32,t). Ces prolongements s'anastomosent entre eux et se terminent par des mailles, formant par leur ensemble un réseau assez serré (fig. 37, t). Les prolongements divergeant du bord épais du

corps de la cellule osseuse, voisin de la face interne de la cavité cartilagineuse, viennent aussi fusionner avec ce réseau. Ces prolongements s'orientent d'abord perpendiculairement à la surface de la cellule, mais, en atteignant la substance fondamentale, se bifurquent dichotomiquement; les deux branches se recourbent en sens inverse et prennent une orientation parallèle à la face interne de la cavité cartilagineuse, s'anastomosant avec d'autres prolongements pareils et rejoignant le réseau ci-dessus des prolongements émis par le bord coupant du corps de la cellule osseuse (fig. 32).

Quant au second côté large du corps de la cellule osseuse, tourné vers le côté de l'ancienne grande vacuole, les prolongements secondaires si caractéristiques, se colorant intensivement par le nitrate d'argent, n'y apparaissent que bien plus tard. On ne peut y voir au début que les pâles bandelettes du protoplasma, venant se joindre, lors du défoncement de la cavité cartilagineuse, au réseau des prolongements des cellules du tissu ostéoblastique.

L'éclatement de la cavité cartilagineuse se produit différemment dans différents cas: tantôt la cavité cartilagineuse se présente béante et en grande partie remplie par le tissu de la moelle osseuse embryonnaire, dès l'époque où la cellule cartilagineuse qui y est logée ne fait que commencer à émettre des prolongements secondaires; tantôt la destruction de la cavité cartilagineuse paraît s'attarder et trouve accomplie la différenciation de la cellule cartilagineuse en osseuse. Dans les deux cas cependant, l'éclatement de la cavité cartilagineuse est suivi d'une croissance accélérée des prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse, dont le réseau, se développant à la face interne de la cavité cartilagineuse, atteint enfin le point de la lésion, vers lequel il s'oriente (fig. 32, 46, 47). En sortant des limites de leur cavité cartilagineuse, ces prolongements contournent les saillies irrégulières de la substance fondamentale du cartilage, formées lors de la destruction des cavités cartilagineuses, se transportent dans les cavités cartilagineuses voisines, déjà-ouvertes, et entrent en communication avec d'autres prolongements pareils des jeunes cellules osseuses qui s'y trouvent, formées de la même manière.

Il est fort caractéristique qu'on peut rarement voir des extrémités libres des prolongements en évolution. Dans la plupart des cas, les prolongements des jeunes cellules osseuses forment, en s'accroissant, des mailles closes, qui s'allongent graduellement et atteignent les mailles pareilles des cellules voisines, avec lesquelles elles entrent en communication (fig. 45, 46, t). Au niveau de l'anastomose accomplie, un léger renflement reste longtemps visible. Si l'on prend en considération que les prolongements divergent radialement en tous sens du bord coupant du corps lenticulaire, il sera évident qu'en sortant, lors de leur accroissement, par la lésion formée dans la cavité cartilagineuse et en s'épanouissant hors de ses limites, ces prolongements s'insinuent, naturellement non pas dans une, mais dans toute une série de cavités voisines ouvertes, et relient ainsi la cellule donnée non pas avec une seule, mais, dans la plupart des cas, avec un groupe considérable de cellules voisines.

De cette manière, les jeunes cellules osseuses entrent bientôt en communication à l'aide des prolongements, qui s'allongent fortement et contournent les saillies de la substance fondamentale du cartilage se trouvant sur la voie de leur croissance.

On peut observer fort distinctement ce processus de formation d'anastomoses entre les prolongements des jeunes cellules osseuses voisines sur les travées cartilagineuses longitudinales s'insinuant dans la cavité primordiale de la moelle osseuse du côté de la partie du cartilage restée intacte. La face latérale de ces travées est semée de nombreuses cavités hémisphériques, restes d'anciennes cavités cartilagineuses, où sont déjà logées les jeunes cellules osseuses, anciennes cellules cartilagineuses (fig. 47). Ceux des prolongements de ces cellules qui sont dirigés vers le fond d'une telle cavité gardent leur forme de mailles closes et d'arceaux, tandis que les autres s'allongent fortement, et, sortant par la large lésion de la cavité, s'orientent en tous sens à la surface inégale de la travée cartilagineuse et entrent en rapport avec de pareils prolongements des cellules voisines. Les interstices entre les faisceaux de tels prolongements sont remplis par des saillies plus ou moins considérables de la surface de la travée cartilagineuse (fig. 42, 47). Plus les cellules osseuses sont jeunes,

c'est-à-dire rapprochées de la partie intacte du cartilage, moins on y observe d'anastomoses à l'aide desdits prolongements et plus sont considérables les masses de substance fondamentale qui comblent leurs interstices.

Tout au contraire, dans l'orientation de la cavité primordiale, la quantité de jonctions entre les prolongements augmente graduellement et on peut déjà observer entre les cellules osseuses un réseau serré de prolongements, s'anastomosant entre eux (fig. 48). En outre, la quantité de restes de substance fondamentale du cartilage diminue considérablement. Elle est, depuis un certain moment, parcourue en tous sens par les prolongements évolutionnants des cellules osseuses et disparaît graduellement.

Le processus de l'insertion des prolongements des jeunes cellules osseuses dans la substance fondamentale du cartilage ne devient bien net à observer, dans la majorité des cas, qu'après l'éclatement des cavités cartilagineuses. Au début, la substance fondamentale du cartilage paraît être impénétrable pour les prolongements en croissance des cellules osseuses, ce dont on peut juger par les aspects observés dans la disposition des prolongements des cellules osseuses, complètement développés dans les cavités cartilagineuses non ouvertes encore. Leurs nombreux prolongements sont ici très sinueux, englobent le corps de la cellule osseuse et forment souvent un réseau fort serré, adhérant à la face interne de la cavité cartilagineuse, mais ne pénétrant nulle part dans la substance fondamentale du cartilage (fig. 39). Mais, même après l'éclatement de la cavité cartilagineuse, les prolongements en évolution ne se portent d'abord que dans la lésion qui s'y est formée (fig. 32, 47) et, en sortant, s'allongent, suivant toutes les aspérités de la substance fondamentale du cartilage et contournant ses saillies (fig. 42, 48). Et ce n'est qu'un peu plus tard, c'est-à-dire plus près de la cavité primordiale, qu'on peut observer comme la surface, primitivement lisse, des cavités sur les travées cartilagineuses où sont logées les jeunes cellules osseuses, devient peu à peu dentelée, comme découpée du côté de la cellule osseuse. Ziba (1911) a observé le même aspect des saillies dentiformes de l'os enchondral du côté de la substance fondamentale du cartilage. Les prolongements de la cellule osseuse se portent

dans ces dentelures avec la substance osséoïde qui les entoure et s'insinuent graduellement dans la substance fondamentale du cartilage (fig. 38, 44).

Il se révèle à ce moment une structure fort caractéristique de cette substance fondamentale du cartilage; elle est surtout nettement visible sur les préparations traitées par le nitrate d'argent. Comme il a été dit plus haut, de nombreuses vacuoles sphériques naissant dans les cellules cartilagineuses se portent dans la substance fondamentale du cartilage et la transpercent, conservant en même temps leur forme sphérique ou bien se déformant légèrement par une pression mutuelle. Ce n'est qu'à la surface des travées cartilagineuses que les vacuoles fusionnent et forment en divers points une couche compacte de substance homogène. Renaut (1911) avait déjà décrit un aspect pareil; il admettait que les formations sphériques (les boules de calcification) naissent exclusivement dans la substance fondamentale du cartilage elle-même, aux dépens de la sécrétion élaborée par les cellules cartilagineuses. Ces boules, dans la substance fondamentale du cartilage, ne sont séparées entre elles que par d'étroits interstices, de forme étoilée, rappelant fort les espaces interglobulaires dans la dentine. Lors du traitement de la préparation par le nitrate d'argent, on imprègne tantôt les boules mêmes, tantôt leurs interstices seuls, qui affectent dans leur ensemble l'aspect d'un réseau aux noeuds élargis (fig. 17, 18, 22, 38, 43).

Les prolongements de la cellule osseuse pénétrant dans la substance fondamentale du cartilage du côté de l'ancienne cavité cartilagineuse, sont intimement liés avec ce réseau et visiblement le suivent lors de la pénétration dans la substance fondamentale du cartilage (fig. 40). Avec les prolongements de la cellule osseuse, la substance osséoïde les accompagnant s'introduit aussi dans la substance fondamentale du cartilage. Cette substance s'y accumule en grande quantité, remplissant les interstices entre les prolongements voisins insérés dans le cartilage. Ainsi le territoire de la cellule osseuse s'accroît peu à peu, envahissant graduellement de nouvelles zônes du cartilage calcifié. Enfin les prolongements de la cellule osseuse transpercent la travée cartilagineuse et entrent en communication avec les prolongements des autres cellules osseuses qui

croissent à leur rencontre. Ainsi naît un rapport entre les cellules osseuses logées de différents côtés de la travée cartilagineuse, à l'aide des prolongements restés longtemps courts et qui ont enfin pénétré dans la substance fondamentale du cartilage. D'abord on peut observer entre ces prolongements des îlots considérables de substance fondamentale du cartilage, mais bientôt ils disparaissent aussi, subissant le même sort, que la partie restante de la travée cartilagineuse, c'est-à-dire étant transpercés par les prolongements des cellules osseuses. Comme résultat de ce processus, entre les jeunes cellules cartilagineuses, primitivement séparées par des couches intermédiaires assez épaisses de substance fondamentale de la travée cartilagineuse et de ce côté, se forme un réseau serré de prolongements s'anastomosant entre eux, pareil à celui qui s'était développé d'abord à la surface inégale des travées cartilagineuses (fig. 48), à la suite de quoi les cellules osseuses se trouvent liées entre elles dans tous les sens à l'aide de leurs prolongements. Dans cette période, on peut encore observer, parmi les prolongements des cellules osseuses, une différence entre ceux qui se sont développés à la surface de la travée cartilagineuse, et ceux qui ont pénétré à l'intérieur de ces travées: les premiers sont ordinairement plus longs que les seconds, et commencent à se ramifier à une distance plus grande du corps de la cellule osseuse. Avec le temps cette, différence s'atténue.

Ainsi le premier dépôt de l'os enchondral, recouvrant d'une couche mince et sinueuse la surface des travées cartilagineuses directrices, se développe aux dépens des cellules cartilagineuses. Les ostéoblastes apportés par le tissu de la moelle osseuse embryonnaire, se transformant en cellules osseuses, se disposent sur une seconde rangée, pour former une nouvelle couche d'os enchondral recouvrant la première (fig. 38); les prolongements secondaires des ostéoblastes entrent en rapport avec les prolongements secondaires des cellules cartilagineuses, déjà transformées en première génération des cellules osseuses de l'os enchondral. Cependant, comme de nombreuses cellules cartilagineuses se détruisent et disparaissent, les cellules osseuses substituées aux cellules cartilagineuses ne recouvrent qu'une partie de la surface des travées cartilagineuses, et la substance fondamentale du cartilage reste,

en divers points, non recouverte: là, les ostéoblastes adhèrent directement au cartilage calcifié, et, se transformant en cellules osseuses, complètent la première couche de l'os enchondral. Les couches postérieures naissent exclusivement aux dépens du tissu ostéoblastique.

Enfin quelques cavités cartilagineuses, comme il a été dit plus haut et comme l'a décrit Ziba, ne s'ouvrent pas du tout lors du procès enchondral. Les cellules osseuses qui s'y développent des cellules cartilagineuses transpercent par leurs prolongements la substance fondamentale du cartilage dans tous les sens et, atteignant les cellules osseuses les plus proches, entrent en rapport avec elles. Il est vrai qu'il faut être fort circonspect dans ces cas, car les coupes, même par séries, peuvent toujours présenter des aspects trompeurs et les cavités cartilagineuses ouvertes, surtout celles dont la lésion est étroite, peuvent se présenter comme complètement closes. Néanmoins les cavités cartilagineuses closes, avec des cellules osseuses y logées, s'observent sans nul doute dans les parties larges de quelques travées directrices, de même que dans les épiphyses, les noyaux cartilagineux de la mâchoire inférieure, etc. Ici les cellules cartilagineuses vésiculeuses, s'accroissant en volume, entrent ordinairement en communication à l'aide de leurs capsules et forment des séries irrégulières et des groupes isolés. Dans chacune de ces cellules des vacuoles apparaissent, en partie se portant dans la substance fondamentale du cartilage pour y former des boules de calcification (fig. 29,b), en partie fusionnant entre elles pour former une masse homogène comblant tous les interstices entre les prolongements secondaires qui se développent en même temps sur les cellules cartilagineuses. Ceux-ci affectent au début l'aspect de mailles closes, de larges arceaux, etc. (fig. 24, 25,t), et on peut observer le rapport intime entre le caractère des prolongements secondaires en évolution et la disposition des granules formant plus tard les vacuoles. Souvent un granule est à l'extrémité du prolongement (fig. 29,t) et, se transformant en vacuole, élargit cette extrémité et lui fait prendre la forme d'une maille (fig. 26,t), etc. Plus tard les prolongements secondaires, s'allongeant graduellement, dépassent les limites de leur cavité cartilagineuse, pénètrent dans les espaces interglobulaires de la

substance fondamentale calcifiée du cartilage et entrent en rapport avec les prolongements des cellules voisines. De plus, les interstices entre les prolongements transperçant la substance fondamentale du cartilage se transforment en substance fondamentale de l'os, et les cellules cartilagineuses en cellules osseuses. Ces cellules forment au début des îlots isolés (fig. 41) séparés par le cartilage, qui plus tard, en partie subit le même sort, en partie est détruit par le tissu ostéoblastique.

Quelques auteurs (Ziba et d'autres) admettent que ce n'est que dans les cavités cartilagineuses closes que les cellules cartilagineuses se transforment en osseuses, et que les dépôts d'os enchondral couvrant la surface des travées cartilagineuses se forment aux dépens des ostéoblastes. Mais comme les modifications internes subies par les cellules cartilagineuses tant dans les cavités détruites que dans les cavités closes et qui ne consistent que dans la formation de prolongements secondaires divergeant au niveau de la zône entourant le noyau du protoplasma, sont les mêmes dans les deux cas, et que la cellule cartilagineuse acquiert souvent le caractère osseux avant même l'éclatement de la cavité cartilagineuse, j'estime, en raison aussi d'autres faits rapportés plus haut, que le caractère chondrométaplastique du processus enchondral doit être pris dans une acception beaucoup plus large.

Quant à la substance fondamentale du cartilage, elle subit une résorption partielle de la part du tissu ostéoblastique, de même que, paraît-il, de la part des cellules vésiculeuses cartilagineuses, et par la suite, comme on l'a vu plus haut, est transpercée par les prolongements des jeunes cellules osseuses formées par les ostéoblastes et par une partie des cellules cartilagineuses. Mais comme, en même temps que se développent les prolongements des nouvelles cellules osseuses, leurs intervalles se garnissent immédiatement de substance fondamentale d'os, la destinée ultérieure de la substance fondamentale du cartilage est ainsi intimement liée avec le développement de la substance fondamentale de l'os enchondral.

Je me propose de traiter cette question d'une manière plus détaillée dans un de mes prochains ouvrages.

Pétrograde,
Mai, 1916.

EXPLICATION DES FIGURES.

Pl. XVIII—XXI.

Planche XVIII.

Fig. 1. Jeunes cellules cartilagineuses (hors du point d'ossification): *m* chondriocontes; *r* appareil réticulaire; *rm* dictyosomes et chondriosomes dans la cellule en division. Doigt de la main d'un embryon humain de 7 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 2. Cellules cartilagineuses discoïdales: *a* substance fondamentale du cartilage; *m* chondriocontes; *n* noyau; *r* appareil réticulaire. Doigt de la main d'un embryon humain de 7 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 3. Cellules cartilagineuses discoïdales: *m* chondriocontes; *r* appareil réticulaire. Extrémité antérieure d'un embryon de cochon de 6 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 4. Cellules vésiculeuses cartilagineuses: *m* chondriocontes; *r* appareil réticulaire. Extrémité antérieure d'un embryon de cochon de 8 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 5, 6 et 7. Cellules vésiculeuses cartilagineuses: *m* chondriocontes; *r* appareil réticulaire; *n* noyau. Doigt de la main d'un embryon humain de 12 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 8. Cellule vésiculeuse cartilagineuse en voie de division (stade du monaster): *a* cavité cartilagineuse détruite (son contenu n'est pas dessiné); *rm* dictyosomes et chondriosomes dans la cellule en voie de division. Doigt de la main d'un embryon humain de 12 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12 oc. 4.

Fig. 9. Cellules cartilagineuses vésiculeuses, fortement imprégnées par le nitrate d'argent (à comparer avec la fig. 4): *p* région du protoplasma entourant le noyau; *t* cordes du protoplasma dans les parties périphériques de la cellule; *g* substance homogène (vacuoles fusionnées). Extrémité antérieure d'un embryon de cochon de 8 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 10. Cellules cartilagineuses discoïdales, se transformant en vésiculeuses: *m* chondriocontes; *r* éléments de l'appareil réticulaire désagrégé (dictyosomes). Doigt de la main d'un embryon humain de 12 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 11. 12 et 13. Cellules cartilagineuses vésiculeuses: *m* chondriocontes; *r* appareil réticulaire; Doigt de la main d'un embryon humain de 12 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 14. Cellules cartilagineuses vésiculeuses; *m* chondriocontes et mitochondries; *l* granules; *v* vacuoles. Extrémité antérieure d'un lapin nouveau-né, fixé par le liquide de Meves, coloré par l'hématoxyline ferrique Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 15. Cellules cartilagineuses vésiculeuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *m* chondriocontes des cellules cartilagineuses; *rm* chondriocontes et appareil réticulaire des cellules cartilagineuses; *r* appareil réticulaire dans les ostéoblastes. Doigt de la main d'un embryon humain de 12 cm. de long. fixé par le liquide de Meves, imprégné par l'acide osmique. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Planche XIX.

Fig. 16. Formation des vacuoles (boules de calcification) dans les cellules cartilagineuses vésiculeuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *rm* granules et bâtonnets dans le protoplasma des cellules cartilagineuses; v_1, v_2, v_3, v_4 stades divers de la formation des vacuoles (boules de calcification) dans le protoplasma des cellules cartilagineuses. Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 17. Cellule cartilagineuse vésiculeuse en voie de destruction: *a* substance fondamentale calcifiée du cartilage; *p* protoplasma de la cellule cartilagineuse; *v* vacuoles (boules de calcification). Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long.; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 18. Cavité cartilagineuse remplie de vacuoles (boules de calcification); *i* espaces interglobulaires dans la substance fondamentale calcifiée du cartilage; *p* restes du protoplasma de la cellule cartilagineuse; *v* vacuoles (boules de calcification) à l'intérieur de la cavité cartilagineuse; *v* vacuoles (boules de calcification) se transportant en substance fondamentale du cartilage. Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long.; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 19. Vacuoles (boules de calcification) émigrant de la cavité cartilagineuse dans la substance fondamentale du cartilage; *t* espaces

interglobulaires dans la substance fondamentale calcifiée du cartilage; *v* vacuoles (boules de calcification) adhérentes à la substance fondamentale du cartilage du côté de la cavité cartilagineuse. Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long.; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 20 et 21. Prolongements secondaires des ostéoblastes pénétrant dans les cavités cartilagineuses détruites; *p* restes du protoplasma de la cellule cartilagineuse; *t* prolongements secondaires des ostéoblastes pénétrés dans la cavité cartilagineuse; *v* vacuoles (boules de calcification) dans la cavité cartilagineuse. Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long.; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm, 1/12, oc. 4.

Fig. 22. Substance fondamentale calcifiée du cartilage dans la travée cartilagineuse directrice: *g* dépositions calcaires sphériques dans les parties centrales; g_1 dépositions calcaires sur la périphérie de la travée cartilagineuse; *i* espaces interglobulaires. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long.; préparation non décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 23—29. Cellules cartilagineuses se transformant en cellules osseuses: *b* boules de calcification dans la substance fondamentale du cartilage; *g* substance homogène (vacuoles fusionnées) dans la partie périphérique de la cellule cartilagineuse; *p* région du protoplasma entourant le noyau dans la cellule cartilagineuse (le corps de la cellule osseuse future); *t* cordes du protoplasma dans les parties périphériques de la cellule cartilagineuse ou les prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse (prolongements protoplasmiques de la cellule osseuse future). Mâchoire inférieure d'un embryon humain de 8 cm. de long.; préparation faiblement décalcifiée. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 30. Cavité cartilagineuse avec deux cellules cartilagineuses en voie de transformation en cellules osseuses: *g* substance homogène entre les prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse; *p* région du protoplasma entourant le noyau; *t* prolongements secondaires des cellules cartilagineuses. Colonne vertébrale d'un embryon humain de 8 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 31. Cellules cartilagineuses se transformant en cellules osseuses, et ostéoblastes (à gauche un groupe de cinq cellules cartilagineuses, à droite trois ostoblastes): *a* substance fondamentale du cartilage, *p* région du protoplasma entourant le noyau de la cellule cartilagineuse (corps de la jeune cellule osseuse); *t* prolongements secondaires des cellules cartilagineuses (prolongements protoplasmiques des jeunes cellules osseuses); *t* prolongements secondaires des ostéoblastes. Extrémité antérieure d'un jeune hérisson. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Planche XX.

Fig. 32. Cellules cartilagineuses se transformant en cellules osseuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *c* chondroclaste; *o* ostéoblastes; *p* région du protoplasma entourant le noyau de la cellule cartilagineuse (prolongements de la jeune cellule osseuse). Extrémité antérieure d'un embryon de cochon de 8 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 33. Cellules cartilagineuses, se transformant en cellules osseuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *c* cellules cartilagineuses vésiculeuses; *t* prolongements secondaires des cellules cartilagineuses (prolongements des jeunes cellules osseuses). Plaque cartilagineuse entre la diaphyse et l'épiphyse dans l'os du fémur d'un jeune hérisson. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 34. Chondriocontes dans la cellule cartilagineuse vésiculeuse: *a* substance fondamentale du cartilage; *m* chondriocontes. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 35. Jeune cellule osseuse de l'os enchondral: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os entre les prolongements de la cellule osseuse; *c* moelle osseuse embryonnaire. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 2.

Fig. 36. Jeunes cellules osseuses de l'os enchondral: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* jeunes cellules osseuses. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 2.

Fig. 37. Cavité cartilagineuse avec deux cellules cartilagineuses se transformant en cellules osseuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *t* prolongements secondaires des cellules cartilagineuses. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 38. Percement de la substance fondamentale du cartilage par les prolongements des cellules osseuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os entre les prolongements de la cellule osseuse; *c* moelle osseuse embryonnaire; *o* ostéoblaste. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 3.

Fig. 39. Formation des prolongements secondaires des cellules cartilagineuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *m* chondriocontes dans les cordes du protoplasma de la partie périphérique de la cellule cartilagineuse; *v* vacuoles. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 40. Percement de la substance fondamentale du cartilage par les prolongements des cellules osseuses (coupe tangentielle au travers du reste de la cavité cartilagineuse): *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os; *t* prolongements des cellules osseuses. Extrémité antérieure d'un embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 41. Ossification du cartilage de l'épiphyse: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os entre les prolongements des cellules osseuses; *c* cellules cartilagineuses se transformant en cellules oseuses. Epiphyse du fémur d'un jeune hérisson. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Planche XXI.

Fig. 42. Jeunes cellules osseuses dans les cavités cartilagineuses détruites: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os entre les prolongements des cellules osseuses; *m* chondriocontes dans la cellule cartilagineuse vésiculeuse; *t* prolongements des cellules osseuses; t_1 prolongements secondaires des ostéoblastes. Extrémité postérieure d'un embryon de cobaye de 7 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

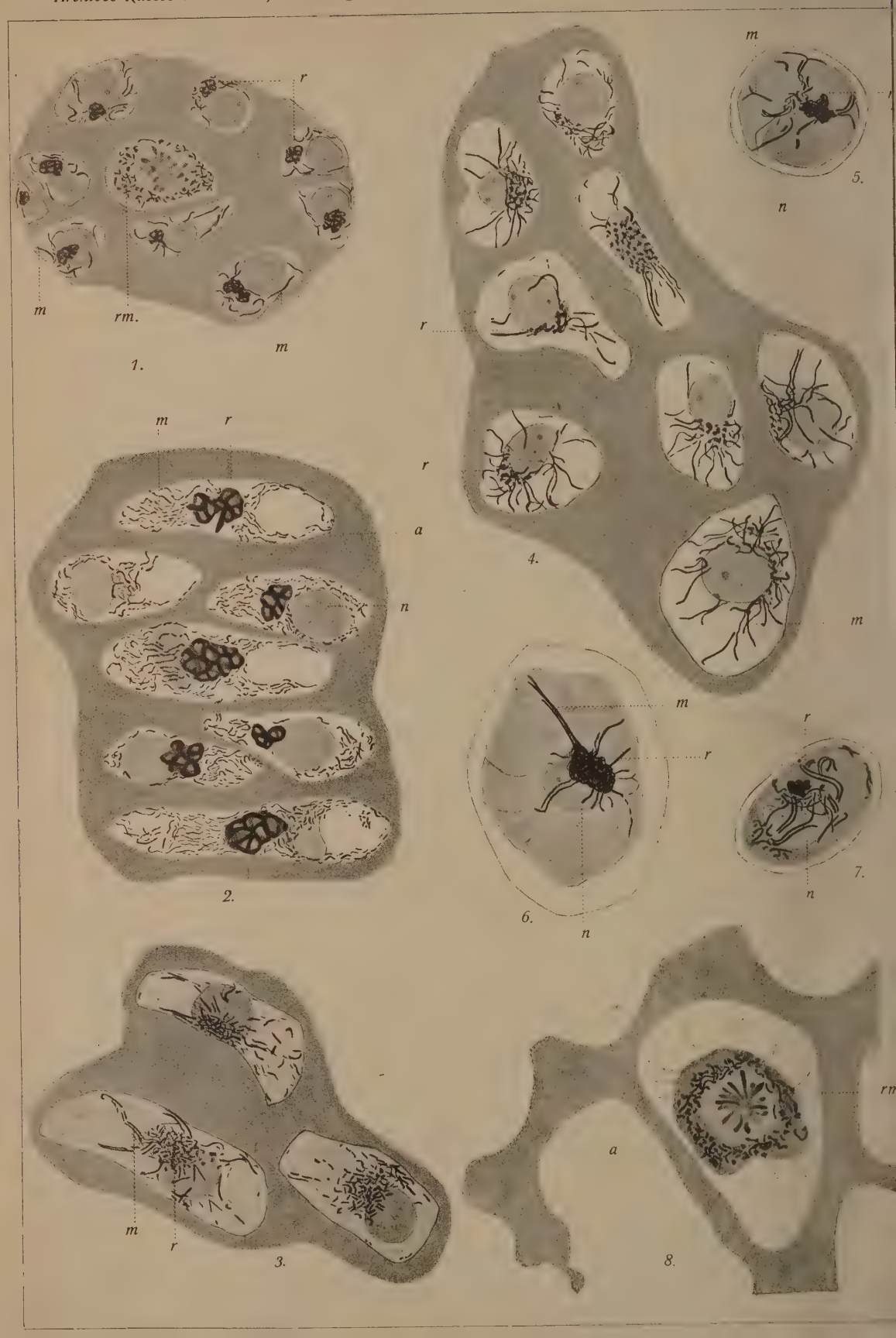
Fig. 43. Coupe tangentielle au travers de la cavité cartilagineuse détruite renfermant la jeune cellule osseuse: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os; *t* réseau des prolongements de la jeune cellule osseuse. Extrémité antérieure d'un l'embryon de vache de 20 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

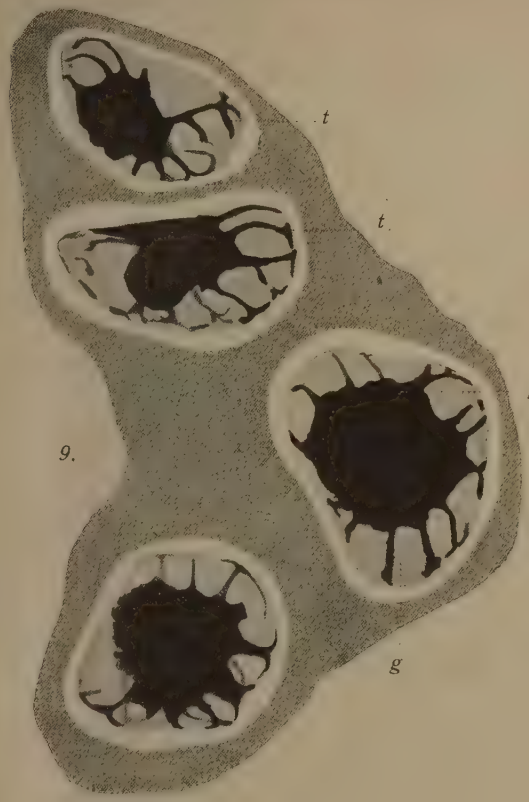
Fig. 44. Cavité cartilagineuse détruite avec 3 jeunes cellules cartilagineuses: *a* substance fondamentale du cartilage; *b* substance fondamentale de l'os; *c* renflements sur les prolongements anastomotiques des cellules osseuses; *t* prolongements des cellules osseuses, s'ingérant dans la substance fondamentale du cartilage. Extrémité antérieure d'un embryon de cochon de 8 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 45—48. Expansion des prolongements des jeunes cellules osseuses logées dans les cavités cartilagineuses détruites: *a* substance fondamentale du cartilage; *t* prolongements des cellules osseuses; t_1 prolongements secondaires des ostéoblastes. Extrémité postérieure d'un embryon de cobaye de 7 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 49. Cellule cartilagineuse se transformant en cellule osseuse: *t* cordes du protoplasma dans la partie périphérique de la cellule cartilagineuse (ses prolongements secondaires); *v* substance homogène entre les prolongements secondaires de la cellule cartilagineuse (future substance fondamentale de l'os). Colonne vertébrale d'un jeune hérisson. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.

Fig. 50. Cellule cartilagineuse vésiculeuse et jeune cellule osseuse: *a* substance fondamentale du cartilage; *m* chondriocontes dans la cellule cartilagineuse vésiculeuse; *o* ostéoblastes; *t* prolongements de la jeune cellule osseuse logée dans la cavité cartilagineuse détruite. Colonne vertébrale d'un embryon de cobaye de 7 cm. de long. Méthode de Golgi. Leitz, imm. 1/12, oc. 4.


r
m
rm.
m
1.
m
r
r
a
n
2.
m
r
3.
m
4.
m
5.
n
m
r
6.
n
r
7.
n
a
rm
8.

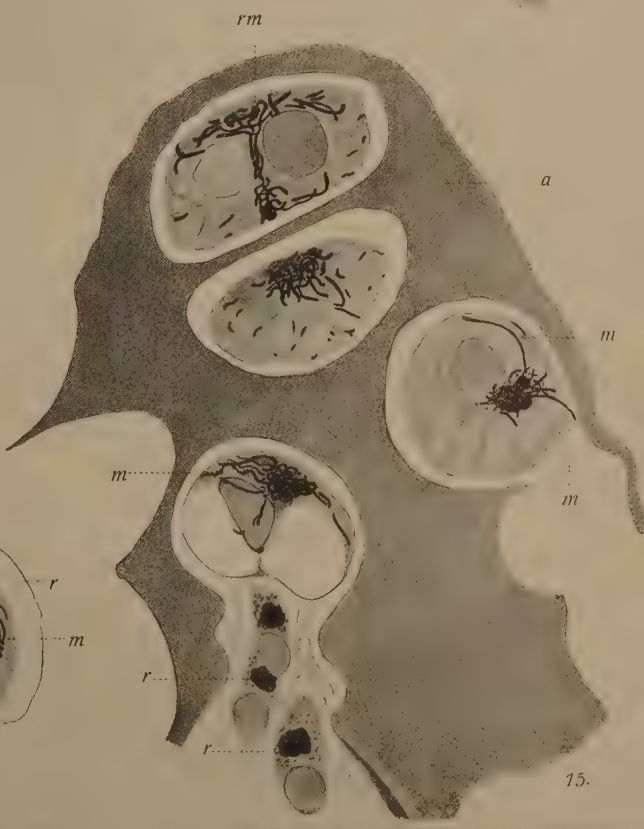


9.

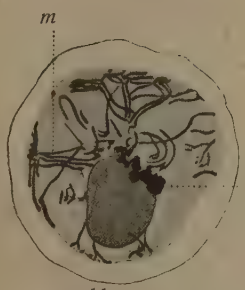
14.

13.

10.

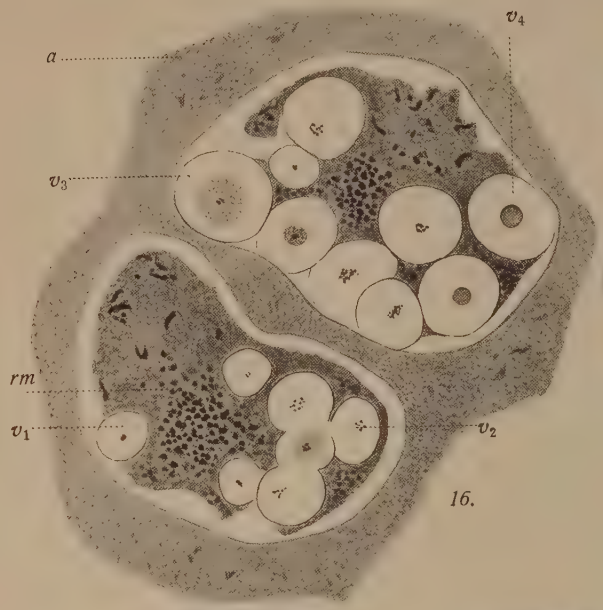


15.

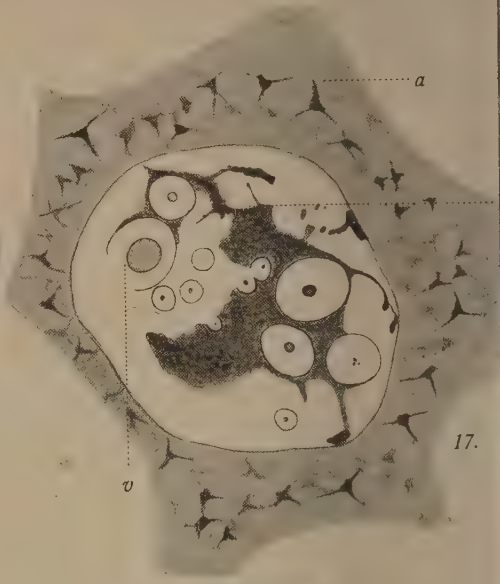


11.

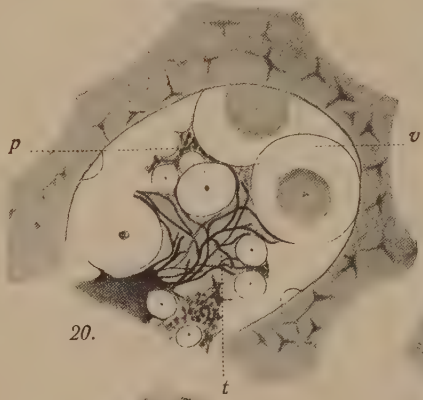
12.



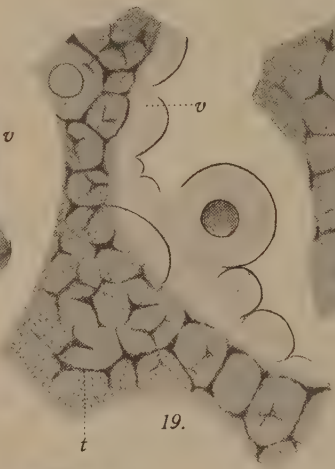
16.



17.

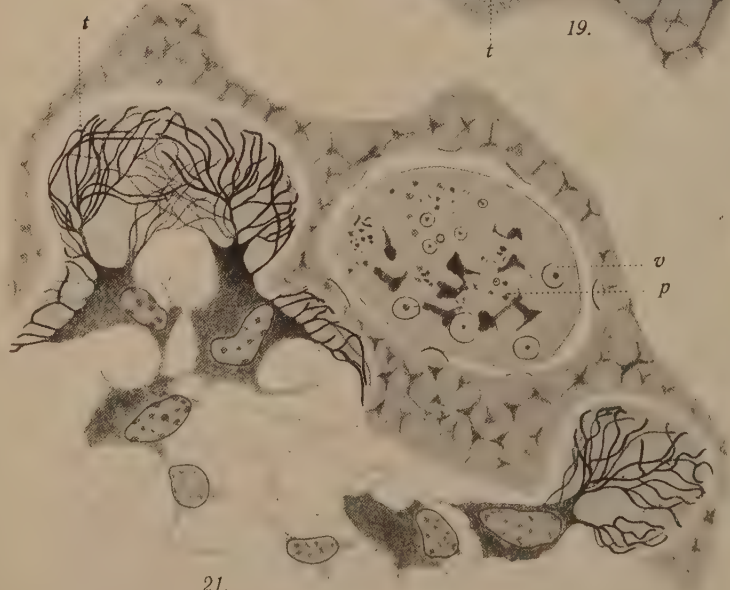


20.



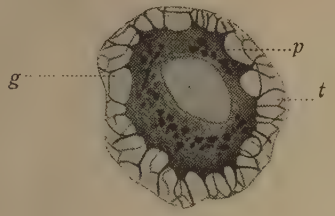
19.

18

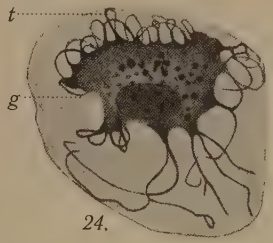


21.

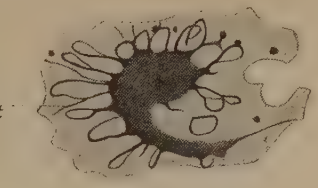
22.



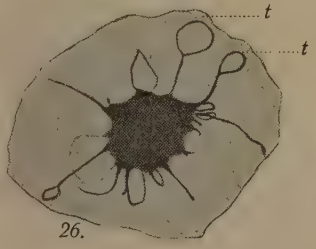
23.



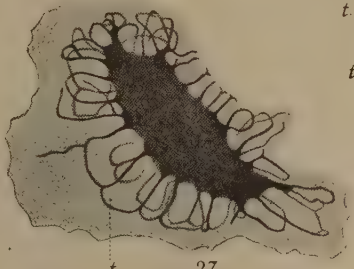
24.



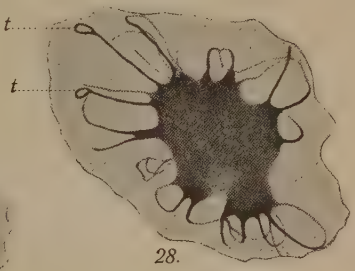
25.



26.

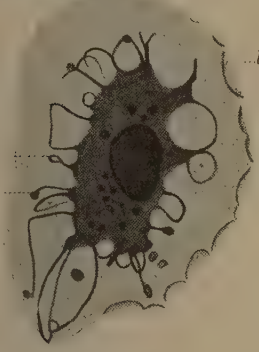


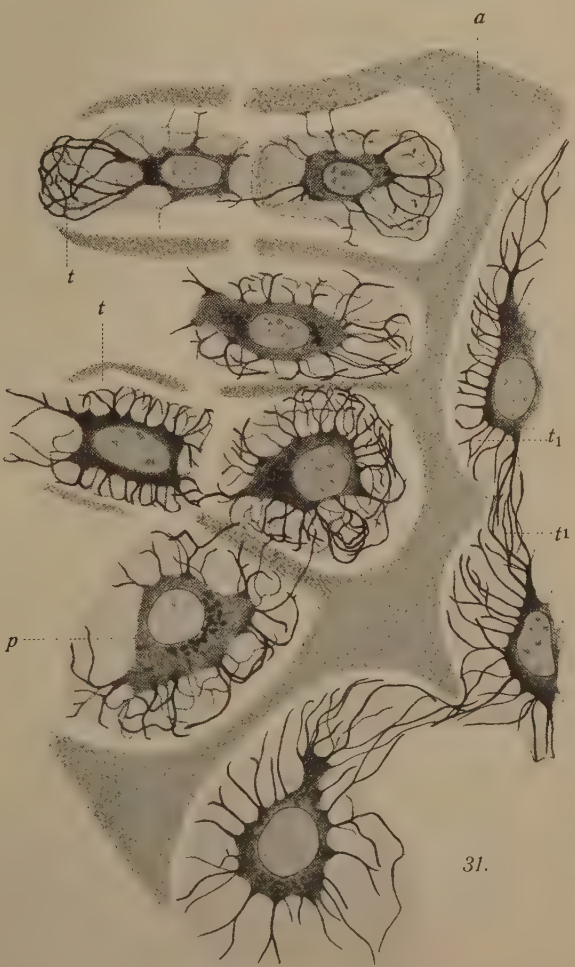
27.



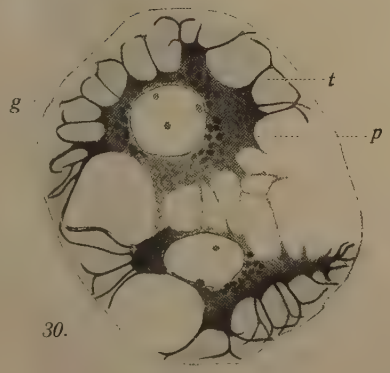
28.

29.





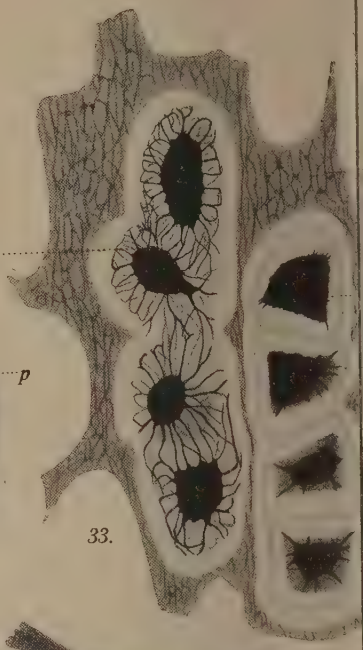
31.



30.

Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

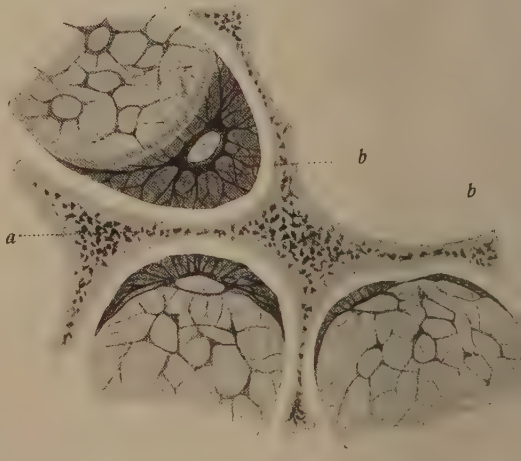
32.



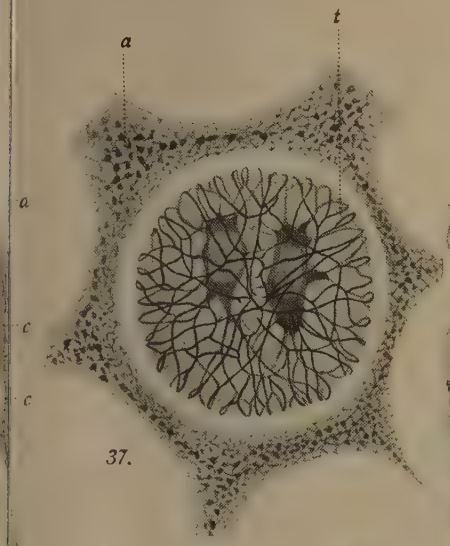
33.

34.

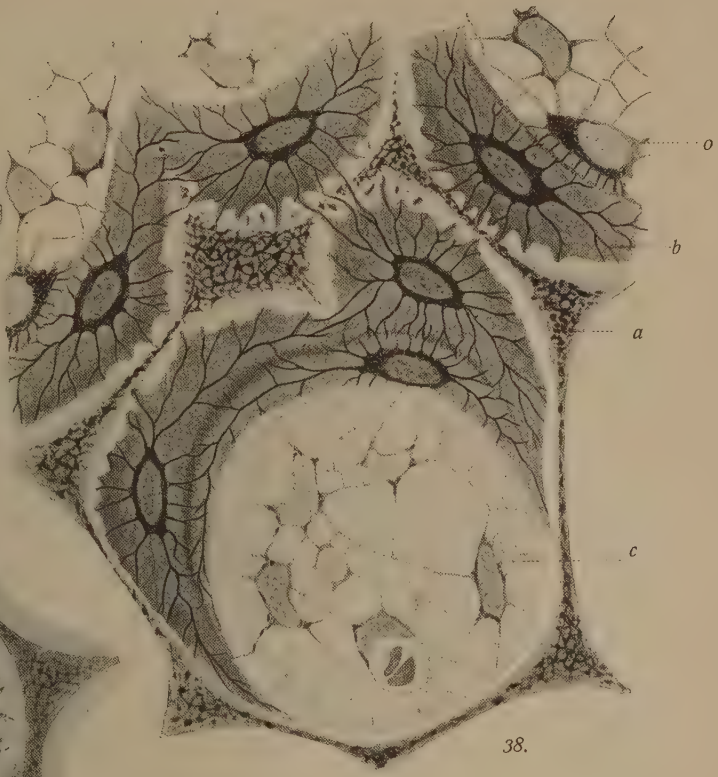
35.



36.

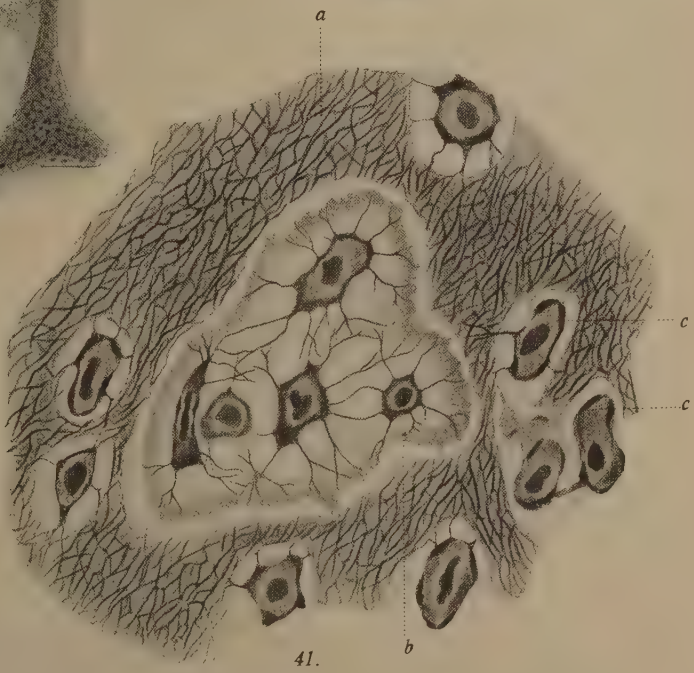


37.

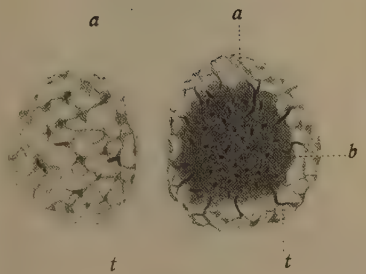


38.

39.



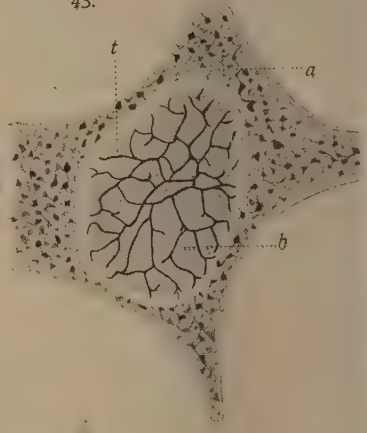
41.

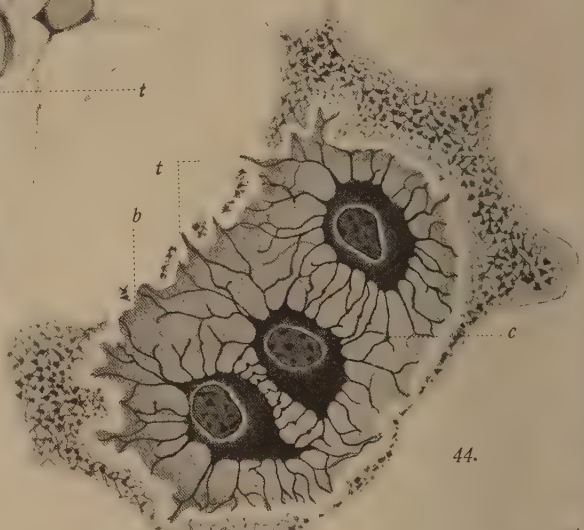


40.

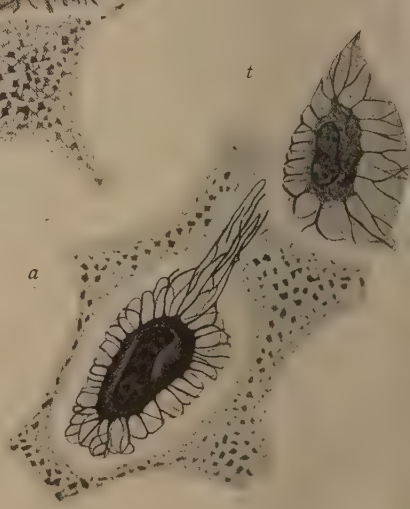
Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

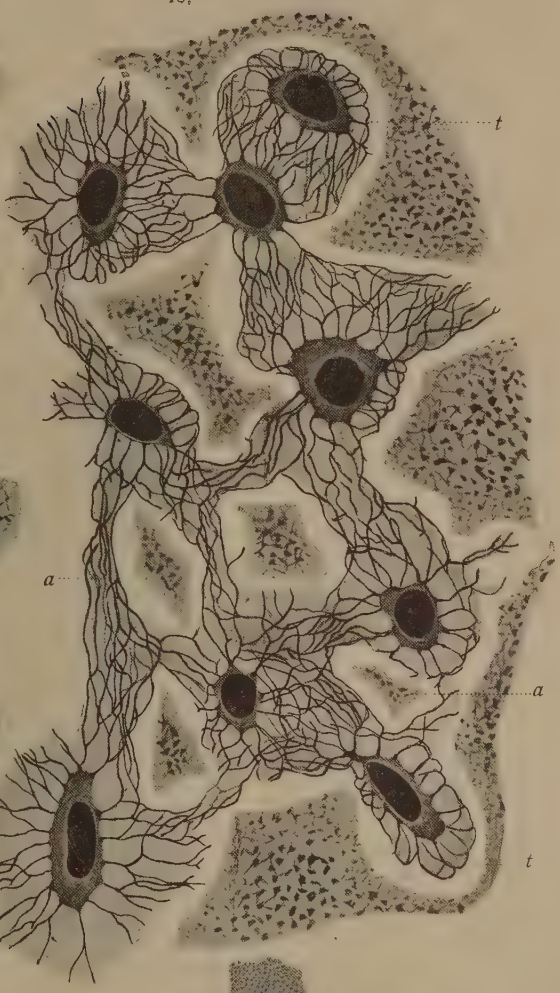
42.
t
a
m
t
b

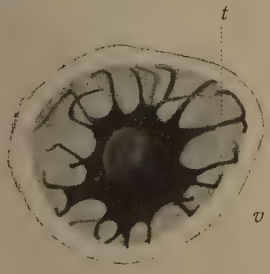

43.
t
a
b


t
b
c
44.

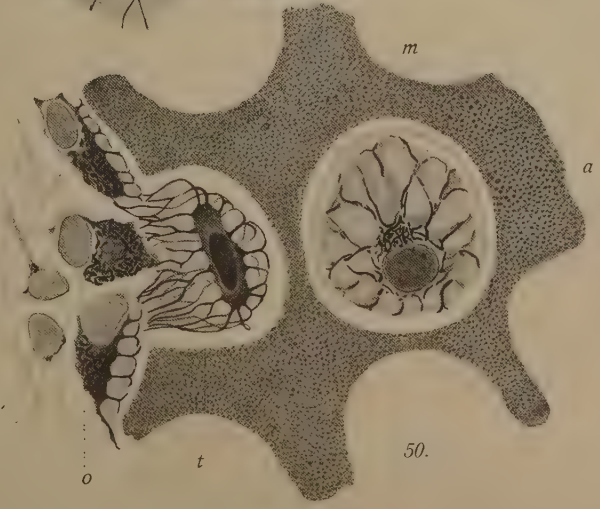
a
t
45.


t
a
46.





49.



50.

Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

BIBLIOGRAPHIE.

Arnold, Z. Supravitale Färbung Mitochonrienähnlicher Granula in den Knorpelzellen etc. Anat. Anz., Bd. 32, 1908.

— Zur Morphologie der Knorpelglycogens und zur Strukture der Knorpelzellen. Virchov's Archiv f. path. Anat. u. Physiol., Bd. 194, 1908.

Barinetti, C. L'apparato reticolare interno e la centrosfere nella cellule di alcuni tessuti. Boll. Soc. medicochirurg. di Pavia, 1912.

Bergen, F. Zur Kenntniss gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplazma verschiedener Zellarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.

Bidder, A. Osteobiologie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 68, 1906.

Brachet, A. Etudes sur la résorption et le développement des os longs chez les oiseaux. Journ. intern. d'Anatomie et de Physiol. T. 10. 1893.

Brodersen, Dr. Beobachtungen an der Ossificationsgrenze des Knorpels. I. Die Schrumfung des Blasenzellen. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.

Bouin, P. Note sur la coloration des cellules osseuses par la méthode chromo-argentique chez Anguis fragilis nouveau-né. Bibliographie anatomique 4-e année, 1899.

Comes. Sulla natura mitocondriale dello „apparato reticolare" delle cellula cartilaginee. Boll. dell'Acc. Gioenia di Catania, № 6, 1909.

— Apparato reticolare o condrioma? condriocinesi o dittocinesi? Anat. Anz., Bd. 43, 1913.

Deineka, D. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel—und Bindegewebszellen wärend der Ruhe und värend der Teilung derselben. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.

— Beobachtungen über die Entwicklung des Knochenzellen im perichondralen Prozesse. Anat. Anz., Bd. 46, 1914.

Dubreuil, G. Le chondriome des cellules cartilagineuses chez les Mammifères et chez l'homme. Compt. Rend. de la Soc. de Biol., T. 69, 1911.

— Le chondriome et le dispositif de l'activité sécrétoire, etc. Arch. d'Anatomie micr., T. 15, 1913.

Gardner, M. Notizen über die Bildung des Knochengewebes. Le Physiologiste Russe, T. 4, № 68—74, 1906.

Klinz, J. Die enchondrale Ossifikation bei den Amphibien (Salamandra maculosa). Arb. aus dem. Zool. Instit. d. Univers. Wien, Bd. 19, 1911.

Kossa. Ueber die in Organismus künstlich erzeugbaren Verkalkungen. Ziegler's Beiträge, Bd. 29, 1901.

Laguesse, E. Les chondriocontes de la cellule cartilagineuse et la structure du protoplasme. Bibliographie anatomique, T. 21, fasc. 6, 1911.

Loeventhal, N. Zur Kenntniss der Knorpelzellen. Anat. Anz., Bd. 30, 1907.

Maximov, A. Traité d'Histologie. II. Pétrograde. 1915. (En russe).

Meves, F. Ueber Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

— Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemming's. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.

— Ueber Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebesfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.

Nowikoff, M. Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen nbst einigen Bemerkungen über die Struktur der „Hyalinen" Knorpelsubstanz. Zeitscht. f. wiss. Zool., Bd. 90, 1908.

— Untersuchungen über die Struktur des Knochens. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 92, 1909.

Ognev, U. Traité d'Histologie normale. II. Moscou, 1913. (En russe).

Pensa, A. Osservationi sulla struttura delle cellule cartilaginee. Boll. della Soc. medico-chirurg. di Pavia, 1901.

— Alcune particularità di struttura della cellula cartilaginea. Boll. della Soc. medico-chirurg. di Pavia, 1913.

— Observations sur l'ossification de la mandibula. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., 15-e Réunion, 1913.

— La cellule cartilagineuse (formations endocellulaires). Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom. 15-e Réunion, 1913.

Perroncito, A. Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondri, cromidü et apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Memoria della R. Acc. di dincei, 1910.

— A proposito di un articolo di Comes sulla Dittocinesi. Anat. Anz., Bd. 44, 1913.

Prenant. Traité d'Histologie. Paris, 1904.

Ramon-Cajal, S. Alcunas variaciones fisiológicas y patológicas del apparato reticulare de Golgi. Trabajos del Labor. de Invest. biolog. de la Univers. de Madrid. T. 12, 2-e fasc., 1915.

Renaut, J. Note sur le processus de calcification du cartilage et des lamelles osseuses enchondrales primaires. Evolution des boules de calcification. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., 13-e Réunion, 1911.

— Mitochondries des cellules globuleuses du cartilage hyalin des Mammifères. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences, février 1911.

Renaut, J. et Dubreuil, G. La chondrolyse axiale des travées directrices de l'ossification dans les os longs des Mammifères et „l'ossification primaire" à leur surface. Compt. Rend. de la Soc. de Biol., T. 64, 1908.

— Cytologie, fonction sécrétoire, filiation des ostéoblastes et des cellules osseuses au stade de l'ossification primaire dans le cartilage préossifié. Compt. Rend. de la Soc. de Biol., T. 66, 1909.

— Le morcellement résorptif du cartilage hyalin dans l'ossification primaire des cornets du nez. Compt. Rend. de l'Ass. des Anatom., T. 68, 1910.

Retterer, E. Structure et histogenèse de l'os. Journ. Anat. et. Physiol., 41-e année, 1905.

— De l'ossification intracartilagineuse ou enchondrale. Compt. Rend. de la Soc. Biol., T. 44, 1908.

— Sur la structure réticulée de la cellule cartilagineuse. Compt. Rend. de la Soc. Biol., T. 46, 1909.

Samsonow, N. Ueber die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.

Spuler, A. Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde-und Stützsubstanz. Anat. Hefte, Bd. 7, 1897.

— Beiträge zur Histogenese des Mesenchyms. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, Bvers., 1899.

Stricht, O., vander. Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux. Archives de Biologie, T. 10, 1890.

Tirelli. Il tessuto osseo studiato colla reazione nera. Atti di R. Acad. dei Lincei, Vol. 6, 1899.

Torraca, L. Alcune osservationi sui condriosomi delle cellule cartilaginee nella coda del tritone rigenerante. Anat. Anz., Bd. 45, 1914.

Vivante. Contributo alla studio della anatomia del tessuto osseo normale. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9, 1892.

Ziba, Sh. Ueber die chondrometaplastische Osteogenese bei der enchondralen Ossifikation des menschlichen Felsenbeines. Zeitschr. f Morphologie u. Anthrop., Bd. 13, 1910.

Recherches cytologiques sur les cellules nerveuses des Mollusques,

par

A. Kolatchev.

(Institut Anatomo-Histologique à l'Université de Pétrograde).

Pl. XXII—XXIV.

J'expose dans le présent ouvrage les résultats de mes recherches sur les cellules nerveuses des Pulmonés d'eau douce, *Limnaea stagnalis* et *Planorbis corneus*. C'est à dessein que je me suis borné à l'étude de ces deux représentants, dans le but d'étudier d'abord de la manière la plus détaillée chez ces animaux si rapprochés la structure interne des cellules nerveuses et d'établir les rapports entre les éléments de structure, autant que le permettent les moyens microtechniques auxquels j'ai eu recours.

J'ai procédé à mes recherches dans le laboratoire du professeur A. S. Dogiel et je profite de l'occasion pour lui témoigner ma profonde gratitude pour l'attention accordée par lui à mon travail et pour ses précieuses indications.

Les préparations microscopiques reproduites sur la plupart des figures de cet ouvrage ont été démontrées par moi lors de l'exposé que j'en ai fait dans la séance de la Section de Zoologie et de Physiologie de la Société des Naturalistes de Pétrograde le 23 avril 1915.

Méthodes des recherches.

Pour le traitement de mon objet, dans le but d'un examen général, j'ai employé beaucoup des fixateurs les plus connus,

tels que le mélange Carnoy, le sublimé, le sublimé acétique, le sublimé osmique, le liquide de Schaudinn, Bouin, Flemming, Hermann, Altmann, etc., de même que la plupart des colorants ordinaires. Je vais m'arrêter ici d'une manière plus détaillée sur les méthodes de traitement qui se sont trouvées être les plus utiles pour le travail donné, d'autant plus que plusieurs d'entre elles se présentent comme combinaisons et procédés nouveaux.

Pour déceler les centrosomes, j'ai pris comme fixateur presque exclusivement un mélange d'alcool absolu et d'acide nitrique très fort ou d'acide acétique glacial que j'employais ainsi: j'ajoutais 7½% d'acide nitrique très fort (poids. spéc. 1,40) à l'alcool absolu et j'y plongeais de petites pièces de tissu pour 15–20 minutes, après quoi je les transportais pour le même espace de temps dans un mélange d'alcool absolu avec 4% de fort acide nitrique, et de là dans de l'alcool absolu pur que je renouvelais plusieurs fois, et ce n'est qu'alors que je l'enrobais dans la paraffine ou la celloïdine. Quelquefois j'employais comme premier mélange de l'alcool avec 4% de fort acide nitrique, après quoi je transportais l'objet dans de l'alcool avec 2% d'acide nitrique, et enfin dans de l'alcool pur absolu. Pour le mélange de l'alcool avec l'acide acétique, j'employais la proportion suivante, déjà appliquée dans la microtechnique (à consulter le manuel de Krause): les pièces sont fixées dans de l'alcool absolu avec 20% d'acide acétique glacial 20 minutes durant, puis elles sont transportées pour le même espace de temps dans un mélange d'alcool absolu avec 10% d'acide acétique et, après, dans de l'alcool pur.

Pour la coloration des centrosomes sur les préparations, j'employais de préférence l'hématoxyline ferrique avec la coloration successive par une solution alcoolique de fuchsine acide (0,1% dans 80% d'alcool). Les centrosomes, et surtout leurs sphères, se détachent aussi avec beaucoup de netteté à la suite de la coloration des cellules nerveuses des Mollusques par un mélange de bleu de méthylène et d'éosine:

½% de solution aqueuse de bleu de méthylène 15 cc.,
½% de solution aqueuse d'éosine 16 cc.

Le mélange doit être préparé immédiatement avant l'emploi, filtré et, après filtrage, absolument transparent et fai-

blement coloré de bleu. Cette couleur peut toujours être régularisée par l'addition de petites quantités (par gouttes) d'éosine ou de bleu de méthylène, après quoi il faut refiltrer le mélange.

La coloration dure 1—2 heures, après quoi les lames avec les coupes sont transportées dans de l'alcool absolu, où se produit fort vite (en quelques minutes) la différenciation de la coloration, puis dans le xylol et le baume. Pour donner aux couleurs plus de persistance, il est utile de transporter les coupes après la différenciation pour quelques minutes (5—10) daus une solution concentrée d'hydrochinone dans de l'alcool absolu, ou bien même de les différencier dans cette solution, ensuite les laver (pas longtemps) dans de l'alcool pur et les monter.

Pour étudier l'appareil réticulaire intracellulaire, j'employais d'abord l'imprégnation de cette formation par l'acide osmique d'après la méthode de Kopsch et Sjövall. La méthode de Sjövall, qui est une modification de celle de Kopsch, déforme notablement plusieurs éléments du tissu, probablement à la suite d'une fixation par la formaline insuffisamment persistante pour le traitement postérieur. C'est pourquoi, et aussi pour certaines autres considérations théoriques, j'ai modifié la méthode de Kopsch tout autrement que ne l'a fait Sjövall: j'ai combiné les procédés mitochondriaux de fixation avec l'imprégnation ultérieure de l'objet par l'acide osmique.

Le processus de mon traitement des tissus est le suivant:

1) La fixation par le mélange de Meves, de Hermann ou un autre quelconque des liquides ci-dessus. La durée de la fixation est de 24 heures environ. On obtient aussi de bons résultats avec une durée plus grande (jusqu'à 8 jours), et quelquefois un laps de temps plus court (de 6-12 heures) suffit.

2) Le lavage dans l'eau courante ou l'eau distillée, souvent renouvelée, d'une durée de 4—5 heures.

3) L'imprégnation par une solution d'acide osmique de 2% ou de 1% dans le thermostate à une t° de 33—35°C, durant 4—6 jours. Si la solution pour une cause quelconque devient foncée avant 4 jours, il est nécessaire de la changer; si la

solution devient foncée après ce terme, on n'a pas besoin de la changer dans la plupart des cas, mais il faut en sortir les pièces de tissu pour le traitement ultérieur. Quatre à cinq cc. de la solution OsO_4 sont tout à fait suffisants pour 3—4 petites pièces.

4) Le lavage dans de l'eau distillée souvent renouvelée (on peut employer aussi l'eau courante), de 30 minutes à 1 heure; un lavage plus prolongé ne donne aucun avantage.

5) La déshydration accélérée par des alcools de force croissante, en commençant par 50°, et l'enrobage dans la paraffine par le xylol ou quelque autre milieu durant 24 heures. Il suffit de garder les pièces traitées par l'acide osmique 1 ou 2 heures dans un mélange de xylol et de paraffine; dans de la paraffine fondue, il faut les garder 15—20 minutes dans chacune de ses deux portions. Lors de l'inclusion dans la celloïdine, il faut en 24 heures conduire les pièces des tissus jusqu'au mélange de l'alcool avec l'éther, mais leur séjour dans la celloïdine doit être prolongé, car elle pénètre difficilement dans les tissus traités par l'acide osmique. Dans ce cas, il est utile avant cette opération d'enlever, en la coupant, leur couche superficielle d'un ou de plusieurs côtés, si, bien entendu, la nature de l'objet ne s'y oppose. Les pièces enrobées dans la celloïdine ne doivent pas être fixées aux morceaux de liège ordinairement usités (les substances tannantes extraites du liège par l'alcool sont très nuisibles), mais à de petits morceaux de bois ou de stabilite, préalablement macérés dans l'alcool.

Lors du procédé de l'imprégnation par l'acide osmique, j'employais le liquide fixateur de Meves, de même que tous les autres mélanges applicables dans ce cas, avec 2—3 gouttes d'acide acétique glacial ou avec 1—2 gouttes de fort acide nitrique (poids. spéc. 1,40) ou bien encore sans acide. J'employais le liquide de Hermann modifié (cette modification appartient au docteur S. Lévin qui avait travaillé dans le laboratoire du professeur Dogiel):

chlorure de platine à $^1/_2$%—14 cc.,
acide osmique à 2%—6 cc.,
acide acétique glacial—2—3 gouttes.

Outre ces mélanges, j'en ai employé encore d'autres, le mélange d'Altmann, Flemming, Champy (Arch. d'Anat. micr. T. XIII. 1911—1912). De plus j'en ai appliqué quelques nouveaux:

a) acide phosphowolframique à 1%—16 cc.
acide osmique à 2%—4 cc.
acide acétique glacial—2—3 gouttes (ou acide nitrique—1—2 gouttes);
b) acide phosphowolframique à 1%—8 cc.
acide chromique à 1% ou bichromate de potassium à 3%—8 cc.
acide osmique à 2%—4 cc.;
c) chlorure de platine à 1/2%—8 cc.
acide chromique à 1% ou bichromate de potassium à 3%—8 cc.
acide osmique à 2%—4 cc.

La méthode ci-dessus exposée a été essayée par moi non seulement sur les ganglions de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus*, mais encore sur les autres tissus de ces animaux, de même que sur divers autres éléments cellulaires des Vertébrés inférieurs et des Mammifères (cellules nerveuses, épithéliales, ganglionnaires, cartilagineuses, fibroblastes, éléments du tissu ostéogène). On obtient à l'aide de ce traitement une bonne conservation des cellules et une imprégnation très nette par l'acide osmique de l'appareil intracellulaire de Golgi ou du chondriome, et dans certains cas de tous les deux.

J'ai réussi rarement à fixer et à imprégner mon objet directement dans les vapeurs OsO_4 à une t° 33—35° C durant 4—5 jours, en fixant des ganglions d'un Mollusque au bouchon d'un bocal au fond duquel un réactif a été versé; les gouttes du liquide en évaporation qui s'accumulaient durant cette opération sur la surface de la pièce ont été plusieurs fois par jour séchées par du papier à filtrer. On réussit bien plus souvent à imprégner l'objet par les vapeurs OsO_4 dans les mêmes conditions, mais après fixation préalable par les liquides ci-dessus mentionnés et le lavage à eau. Dans certains cas il faut donner la préférence à ce procédé d'imprégnation.

J'ai étudié le plus souvent les cellules nerveuses des Mollusques, imprégnées d'acide osmique, sans coloration complémentaire, parce que l'acide osmique lui-même prête à cet objet certaines nuances pour diverses formations cellulaires, ce qui est certainement très précieux. Dans les cas où une coloration complémentaire des cellules serait à désirer après l'imprégnation, il faut choisir des couleurs qui n'obscurcissent pas trop le corps cellulaire, pour ne pas affaiblir trop la netteté des éléments imprégnés. Pour la coloration des noyaux, j'emploie une solution aqueuse saturée de phénosafranine ou de vert de méthyle, et, pour le plasme, d'orange ou de sulfalizarinate de soude. Comme bonne coloration complémentaire, on a aussi la fuchsine d'Altmann avec sa différenciation ultérieure par l'acide picrique ou bien la thionine et l'aurantia d'après Kull (An. Anz. Bd. 45, 1913). Egalement dans les cas où, malgré l'action prolongée de l'acide osmique, l'imprégnation ne réussit pas pour quelque raison, la coloration d'après Altmann et Kull donne quelquefois des résultats tout à fait satisfaisants pour les chondriosomes, et par conséquent, la possibilité d'utiliser jusqu'à un certain point de tels matériaux.

Le procédé proposé par moi possède, entre autres défauts, celui de ne pas imprégner dans plusieurs cas la couche la plus superficielle du tissu, ce qui exclut, ou du moins, limite, son application pour les objets ayant le caractère de pellicules minces, de couches superficielles, etc.[1]). Néanmoins

[1]) Il faut noter que cette faculté de ne pas colorer dans plusieurs cas les couches les plus périphériques des tissus est commune à tous les procédés de l'imprégnation par l'acide osmique et a aussi fréquemment lieu lors du traitement par le nitrate d'argent. Sjövall (1906) l'explique relativement à la méthode de Kopsch par ce que la substance, myélogène selon lui, de l'appareil réticulaire intracellulaire, sous l'action de l'eau dans la couche profonde des tissus, où OsO_4 ne pénètre pas immédiatement, se transforme en myéline, qui s'osmie ensuite; mais lors du traitement par la méthode de Sjövall la transformation de la substance myélogène de l'appareil en myéline se produit par le lavage de l'objet par l'eau après sa fixation légère par la formaline. L'arbitraire de l'explication de ce phénomène par Sjövall est évident. Je noterai ici seulement le fait que l'absence d'imprégnation dans les couches périphériques s'étend non seulement à l'appareil réticulaire, mais encore au chondriome, ce qui se

dans des tissus superficiels, comme l'épithélium prismatique, l'imprégnation réussit souvent. Quant aux nodosités nerveuses des Mollusques, l'inconvénient en question ne les concerne presque pas, car la dense capsule du tissu conjonctif leur sert dans le cas donné de bonne défense.

Outre les procédés de l'imprégnation, j'employais pour déceler les chondriosomes la fixation d'après Benda et Champy et la coloration d'après Benda, Altmann et Kull. Daus quelques cas, j'ai réussi à colorer assez bien les chondriosomes avec de l'hématoxyline ferrique après la fixation suivante, employée par moi, principalement dans d'autres buts, pour l'étude des cellules nerveuses des Mollusques:

Solution chloruresodique saturée de sublimé — 16 cc.,
acide osmique à 2%—4 cc.
acide acétique glacial—2—3 gouttes.

L'objet est fixé dans ce mélange, 24 heures durant, lavé à eau courante et soumis à une déshydration accélérée et à l'enrobage. La conservation des éléments du tissu ne laisse presque rien à désirer à la suite d'un tel traitement.

Centre cellulaire; forme du noyau.

En étudiant la structure des cellules nerveuses de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus*, j'ai eu maintes fois l'occasion d'y constater la présence des centrosomes. Ce fait n'a rien de nouveau. Nous possédons dans la littérature scientifique toute une série d'observations qui confirment cette présence chez les Vertébrés comme chez les Invertébrés. Les

produit aussi après une action très prolongée sur l'objet de liquides fixateurs aussi persistants que les mélanges de Flemming, Meves, Altmann, Hermann, Champy, etc., avec un lavage immédiat ultérieur par l'eau. De plus il faut dire qu'avec la méthode d'imprégnation employée par moi, la myéline des fibres nerveuses et plusieurs autres lipoïdes ne deviennent foncés sous l'action de OsO_4 qu'autant presque que le réactif agit sur elles lors de la fixation préliminaire, et, ordinairement, à la suite d'une imprégnation réussie, ne deviennent pas d'un noir si intense que les chondriosomes et l'appareil intracellulaire de Golgi, mais se présentent colorées d'une nuance plus ou moins foncée, olive-jaunâtre ou grise.

centrosomes dans les cellules nerveuses des Vertébrés ont été décrits: par Schaffer (1896), dans les grosses cellules des ganglions crâniens du *Petromyzon planeri*; par Solger (1897), chez le *Torpedo*; par Holmgren (1889), dans les cellules des ganglions spinaux de *Lophius piscatorius*; par Studnička (1900), dans les cellules ganglionnaires des nerfs céphaliques chez les exemplaires jeunes (3 cm. de long) du même poisson; par Dehler (1895), dans les ganglions sympathiques, et par Lenhossék (1895), dans les ganglions spinaux de la grenouille. Kolster (1900, 1901) décrit en détail les centrosomes dans les cellules nerveuses des cornes antérieures de la moelle épinière dans toutes les classes des Vertébrés, en commençant par les poissons et en finissant par l'homme. Relativement aux Mammifères, outre les témoignages de Kolster, nous possédons des données d'autres auteurs sur la présence des centrosomes dans les cellules nerveuses de ces animaux chez les adultes et les embryons: ce sont les observations de Hataï (1901), de Fuchs (1902) et de van der Stricht (1906). Les centrosomes dans les cellules nerveuses des Invertébrés ont éte décrits par Lewis (1896), chez le ver de la famille des Maldanidae, par Hamaker (1898) chez *Nereis virens*, Rand (1901) chez le *Lumbricus*, et par Mc Clure (1897) chez *Helix pomatia*.

En résumant les descriptions des auteurs mentionnés, on peut conclure que les centrosomes des cellules nerveuses revêtent l'aspect d'un, de deux ou de plusieurs centrioles, lesquels tous ensemble (et quelquefois chacun séparément, Hamaker, 1898) sont entourés d'une couche spéciale de protoplasma, souvent autrement coloré et correspondant parfaitement à ce que Boveri nomme centrosome. A côté de cette forme, plus élémentaire, on observe des aspects d'une différenciation plus compliquée du protoplasma à l'entour des centrioles, où ces derniers sont entourés d'une couche plasmique d'épaisseur assez considérable, présentant une structure finement granuleuse ou fibrillaire, quelquefois avec une disposition concentrique ou radiaire de ses éléments (la sphère du centrosome, la sphère attractive).

Mais en 1912 ont été publiées les investigations d'Erhard sur la structure des cellules nerveuses: il soumet dans

son article à une analyse critique les indications apparues jusqu'alors dans la littérature sur la présence des centrosomes dans ces cellules, et, se basant sur sa propre critique et sur les résultats de récherches personelles, vient à nier l'existence des centrosomes dans les cellules nerveuses en général, du moins dans leur état normal. A ma connaissance, cette déduction conclusive d'Erhard et son appréciation des données littéraires sur cette question n'ont encore pas jusqu'à présent provoqué d'objections de la part des auteurs dans la littérature. A. Maximov, dans la deuxième partie de son „Traité d'Histologie" (1915), émet aussi des doutes sur la présence des centrosomes dans les cellules nerveuses, en citant, en cette occasion, l'ouvrage d'Erhard et, visiblement, acceptant ses arguments. Les objections d'Erhard existant dans la littérature contre les données affirmatives sur cette question, peuvent être au fond ramenées à deux thèses: d'un côté, les images de centrosomes apparaissant dans les cellules nerveuses peuvent n'être que des productions secondaires dues à la fixation des objets ou à leur état pathologique; d'un autre côté, les auteurs ont pu prendre pour des centrosomes l'enroulement en spirale des neurofibrilles au point d'émission d'un prolongement nerveux du corps de la cellule (dans la région appelée „cône") noté par Buehler (1895, 1898) et par Heidenhain (1911). Sans doute les objections d'Erhard ne sont pas nouvelles au fond: elles ont été pour la plupart déjà émises par divers auteurs. Il n'a fait que les réunir et a tenté de les baser sur ses propres observations. Il est possible que pour beaucoup, de ceux surtout qui ne se sont pas occupé personnellement de la question, les arguments d'Erhard paraisent convaincants. Ils ne me le paraissent pas. Je me propose de revenir dans ce qui suit à l'examen détaillé de ses arguments: je passe pour le moment aux données obtenues par moi dans cette question.

Je suis bien loin d'avoir découvert des centrosomes dans chaque cellule nerveuse des animaux étudiés; néanmoins ces cas n'étaient pas assez rares pour être regardés comme exceptionnels. Il faut prendre en considération qu'une orientation mal réussie des coupes dans plusieurs cellules, une situation du centrosome souvent rapprochée du noyau, parfois une faible

perceptibilité de la sphère, une abondance relativement grande d'une substance chromophile finement granuleuse, des éléments lipoïdes, des accumulations de glycogène dans le protoplasma des cellules nerveuses de ces animaux, sont des circonstances fort peu favorables à de pareilles recherches. L'abondance de différents éléments colorants dans le protoplasma des cellules nerveuses des mollusques est cause que plusieurs liquides fixateurs qui conservent en général parfaitement bien la forme et la structure de ces cellules (divers mélanges chromiques, osmique, de sublimé, etc.), se présentent comme peu utilisables pour révéler les centrosomes, du moins avec des procédés de coloration plus ordinaires (hématoxyline ferrique, mélange d'Erhlich-Biondi, coloration triple d'après Flemming). C'est pourquoi j'employais dans ce but en qualité de fixateur, de préférence l'alcool absolu mêlé à de l'acide nitrique concentré ou à de l'acide acétique glacial, comme je l'ai dit plus haut dans l'exposé de mes méthodes de recherches. Lors de ce traitement, tous les éléments lipoïdes, les accumulations de glycogène et beaucoup d'autres substances dans le protoplasma se dissolvent, à la suite de quoi plusieurs cellules se présentent comme fortement vacuolisées, mais, en retour, le plasma des cellules devient plus transparent, sa coloration donne des nuances plus subtiles et les centrosomes se détachent avec plus de netteté. Lors de l'imprégnation de l'objet par l'acide osmique d'après la méthode de Kopsch modifiée par moi (voir plus haut), les centrosomes, exactement leurs sphères, se détachent parfois avec une grande netteté par l'emploi de ce réactif, ce qui donne, avec la forme de la disposition par rapport à la sphère des éléments du chondriome ou de l'appareil réticulaire de Golgi, se détachant avec netteté par ce traitement, des aspects très instructifs (fig. 29, 30, 31).

Dans les cellules nerveuses chez les Mollusques étudiés par moi, le centrosome se dispose ordinairement près du noyau, à une distance plus ou moins grande, et a toujours tendance à occuper une position centrale dans la cellule. Le noyau de la cellule présente souvent dans ce cas un enfoncement très considérable ou une cavité du côté du centrosome et affecte dans les coupes la forme d'une fève

(fig. 3) et quelquefois celle d'un fer à cheval (fig, 2, 30). Un tel aspect du noyau se présente comme très fréquent et susceptible de plusieurs degrés d'expression, depuis une simple dépression latérale du noyau ou un léger enfoncement, jusqu'à une cavité fort profonde, sphérique ou ovale pour la plupart des cas.

Ici je dois faire une digression dans mon exposé et m'arrêter d'une manière plus détaillée sur la forme du noyau dans les cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis*. Il est à noter que quelques investigateurs, par ex. Legendre (1908—1909), Erhard (1912) et autres, considèrent la forme régulièrement sphérique ou ovale des cellules nerveuses chez les Gastéropodes, notamment chez *Helix*, comme seule normale, et prennent toutes les autres formes, fève ou bouton, pour une variation artificielle, suite d'une fixation ou d'un traitement défectueux.

Chez les représentants des Gastéropodes, étudiés par moi, l'aspect en fève ou en fer à cheval, de même que la forme sphérique ou ovale du noyau, se présente comme normale et ordinaire, et voici pourquoi:

1) elle peut être observée avec les fixateurs les plus variés;

2) elle n'est pas due à la déformation de la cellule même;

3) la cavité qui donne au noyau la susdite forme n'est qu'unique pour chaque noyau donné et ne saurait être rapprochée des déformations produites par le traitement, qui se rencontrent sous un aspect fort inconstant et indéterminé, prêtent au noyau des contours plus ou moins difformes, et sont accompagnées du détachement de l'enveloppe du noyau de son protoplasma;

4) On observe une disposition déterminée de certains éléments du protoplasma (de la sphère, du chondriome, de l'appareil réticulaire) dans la région de cette cavité et du territoire qui lui est contigu;

5) la forme en fève ou en fer à cheval du noyau est usuelle pour plusieurs espèces de cellules (les cellules de l'épithelium de l'enveloppe de Descemet, les cellules gigantesques de la moelle osseuse, les leucocytes et en partie les cellules des organes génitaux (Munson, 1910, 1912 et d'autres) et toujours est en dépendance de la présence et du siège du centre cellulaire.

6) mais l'argument qui me semble essentiel, c'est que j'ai eu maintes fois l'occasion d'observer la cavité dans le noyau des cellules nerveuses des Mollusques en étudiant des matériaux tout frais [1]). Dans ce cas j'ai fait

[1]) Pour cette étude, je plaçais le ganglion d'un Mollusque dans le plasma sanguin pris au même animal (j'employais aussi la solution physiologique de NaCl), je détruisais à l'aide d'une fine aiguille, à plusieurs endroits, la capsule entourant le ganglion, et je le recouvrais de la lamelle. A la suite de cette manipulation, sous le poids de la lamelle ou bien par une légère pression, les cellules du ganglion se disposent en couche assez mince, affectant la forme d'un éventail, mais, dans la plupart des cas, sans se détacher de leurs neurites.

plusieurs fois une expérience qui me réussissait: choisissant une cellule déterminée où l'on pouvait remarquer une cavité sur le noyau, je détruisais (par une ponction ou une éraflure) le plasma de la cellule ou de son prolongement, alors la cavité s'effaçait et la noyau affectait la forme sphérique et parfaitement régulière d'une goutte. Si le ganglion avait été préalablement fixé, même légèrement (durant quelque minutes dans la solution iodique de Lugol, additionnée d'eau), nulles destructions du plasma de la cellule ou de son prolongement n'entraînaient le changement de la forme courbe du noyau en forme sphérique.

On aperçoit sur les coupes une autre particularité intéressante de la forme des noyaux des cellules, étudiées par moi. Du côté de sa cavité le noyau émet assez souvent des saillies rayonnant dans le plasma, des rayons; l'enveloppe du noyau les épouse, naturellement et prend, dans ce cas un aspect finement plissé (fig. 3, 7, 8, 11, 12, 19, 22, 23, 29, 32). Des formations correspondantes, mais d'un type moins prononcé, ont été décrites par Holmgren (1899) dans les cellules nerveuses de *Lophius piscatorius* et par Ballovitz (1900) dans les cellules épithéliales de l'enveloppe de Descemet. Je ne puis encore me prononcer d'une manière déterminée sur le processus de la formation de ces rayons du noyau et sur leur signification. Il est indubitable qu'ils servent à agrandir la surface du noyau et peuvent se présenter comme indices d'un état particulièrement actif de l'échange des matériaux entre le noyau et le plasma de la cellule. Il est aussi parfaitement évident que l'origine de ces rayons, de même que celle de la cavité, est, au témoignage des auteurs ci-dessus, étroitement liée à l'activité du centrosome; néanmoins je n'ai pas de données pour juger de son action arrosive sur le noyau, comme Ballovitz l'affirme (1900) des cellules de l'épithélium de Descemet.

Je reviens à la description du centrosome dans les cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis*. Voici comme il se présente à moi à la suite de mes observations. Au centre se trouve un (fig. 2), deux (fig. 3, 30) ou bien plus de centrioles. Ma fig. 1 reproduit une cellule nerveuse de *Planorbis* où l'on peut compter jusqu'à trois dizaines de centrioles; dans ces cas, on peut observer quelquefois la disposition par paires sous la forme de plusieurs diplosomes, d'autres fois elles forment une accumulation. De tels groupes de centrioles, par leur nombre et leur disposition dans la cellule, correspondent parfaitement aux microcentres décrits par Heidenhain (1894) dans les mégacaryocytes du lapin. Dans certains cas, les centrioles, surtout quand ils sont au nombre d'un ou de deux, sont entourés d'une petite région qui se distingue de la masse plasmique. Dans la pluralité des cas, les centrioles

sont entourés d'une sphère de grandeur assez considérable (fig. 1, 2, 3, 29, 30 et 31) et d'une composition différente quant à leur structure. Le protoplasma de la sphère se présente en général très finement granuleux, et, dans certains cas, cette granulation est une disposition réticulaire extrêmement serrée: quelquefois aussi on peut observer une disposition radiaire, faiblement perceptible, des granulations qui la composent. Dans sa partie centrale, la sphère se colore ordinairement d'une manière plus intense par les couleurs acides de l'aniline (la fuchsine, l'éosine), mais dans la direction de la périphérie cette faculté s'affaiblit graduellement, et une certaine stratification concentrique devient visible (fig. 2). Lors de la coloration des matériaux fixés par l'alcool avec de l'acide acétique ou nitrique par un mélange de bleu de méthylène avec de l'éosine, on obtient une coloration fort tranchée de la sphère en rose vif qui se détache nettement sur le fond commun du plasma cellulaire, coloré en bleuâtre (grâce à l'abondance d'une substance chromophile finement granuleuse). En outre, lors de cette coloration, on distingue quelquefois dans la sphère deux zônes nettement délimitées, l'interne médullaire (selon la terminologie de van-Beneden) qui fait preuve de basophilie et se colore par le bleu de méthylène, et l'externe, la zône corticale, se colorant intensivement par l'éosine (fig. 3). Les centrioles eux-mêmes peuvent aussi devenir visibles lors de cette coloration sous l'aspect de granules plus intensivement colorés par le bleu de méthylène dans la couche interne basophile.

Dans certains cas, une telle différenciation de deux couches dans la sphère peut être observée aussi lors de la coloration par l'hématoxyline ferrique avec de la fuchsine ou du bordeau, car la coloration foncée de la couche interne y est aussi perceptible. Elle se précise encore mieux après l'imprégnation des matériaux par l'acide osmique sans coloration complémentaire (fig. 29): la zône interne, médullaire, de la sphère se colore par l'acide osmique en foncé et laisse voir sa structure très finement granuleuse (granulation osmiophile), tandis que la zône périphérique, corticale, reste absolument claire, quoique sa granulation fine (non osmiophile) y soit aussi perceptible. Il est intéressant qu'à l'imprégnation par l'acide osmique, dans

la partie centrale de la zône médullaire deviennent nettement visibles un, deux, quelquefois plusieurs granules, plus gros que la granulation fondamentale de cette zône, que l'on peut prendre, en les comparant aux centrioles sur les préparations colorées par l'hématoxyline ferrique, précisément pour ces derniers. La coloration de la cellule reproduite sur la fig. 30 présente une combinaison de l'imprégnation de l'objet par l'acide osmique, avec la coloration postérieure par l'hématoxyline ferrique; dans ce cas deux centrioles se détachent nettement dans la zône interne de la sphère colorée par l'acide osmique. Smirnow (1907) avait déjà noté la possibilité de la coloration des centrioles par l'acide osmique; il avait obtenu dans les cellules cartilagineuses de la plaque branchiale du *Siredon pisciformis*, lors du traitement des matériaux d'après Kopsch, des formations ayant l'aspect de deux granules entourés par une région sphérique se détachant du plasma. Se basant sur ses investigations antérieures lors d'autres procédés de traitement et de coloration des cellules cartilagineuses et osseuses de divers Mammifères, cet auteur suppose que les formations colorées par lui par l'acide osmique selon la méthode de Kopsch, sont de véritables corpuscules centraux.

Outre la différenciation à l'entour des centrioles de la sphère, on peut observer quelquefois dans le protoplasma des cellules nerveuses des Mollusques étudiés par moi, une disposition radiaire des éléments structuraux de la cellule, au delà des limites de la sphère elle-même, comme expression d'une certaine radiation s'orientant du centre. Un tel rapport se voit en partie sur la fig. 3, surtout sur la fig. 29, où se dessine nettement le rayonnement central des éléments décrits dans ces cellules comme appareil de Golgi. Je donnerai plus de détails sur les rapports des éléments de l'appareil réticulaire de Golgi et du centrosome plus loin, quand je vais décrire ces formations.

En terminant l'exposé de mes observations sur les centrosomes dans les cellules nerveuses de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus*, je tâcherai de réfuter le point de vue négatif d'Erhard, signalé ci-dessus sur l'existence des centrosomes dans les cellules nerveuses en général, en rapportant aussi, conventionnellement, ses objections aux données

de mon ouvrage. En s'efforçant de démontrer que les centrosomes dessinés par les auteurs dans les cellules nerveuses sont des figures purement artificielles, Erhard s'en rapporte au témoignage d'Apathy (1897), qui avait trouvé, lors du traitement par le chlorure d'or, dans la zône entourant le noyau des cellules nerveuses des sangsues, de petits corpuscules sphériques et homogènes entourés d'une région claire (or Apathy ne les prend nullement pour des centrosomes), et au témoignage de Goldschmitt (1908), qui avait trouvé dans les cellules ganglionnaires de l'*Ascaris*, lors de leur traitement par des solutions de sels métalliques (surtout des métaux lourds), des formations sphériques ou angulaires, quelquefois avec une zône interne radiaire, d'une structure compliquée, rappelant un centrosome avec la sphère et la centrothèque [1]). Egalement Erhard est enclin à envisager comme un phénomène artificiel la disposition radiaire des éléments du protoplasma autour du centrosome, observée quelquefois par les auteurs dans les cellules nerveuses (Lewis, 1896; Holmgren, 1899), car il obtenait lui-même des figures radiaires dans les cellules nerveuses exclusivement en employant comme fixateur l'acide trichlore-lactique.

Erhard rapporte à des formations aussi artificielles ou du moins, pathologiques, les figures assez énigmatiques, qui, d'après lui, seraient centrosomoformes, dans le genre de celles qui ont été dessinées par Legendre (1908—1909) chez *Helix*, par Rhode (1903—1904) chez *Tethys leporina* et par Erhard lui-même (sa fig. „*B*“ dans le texte) dans un cas chez la sangsue. Enfin Erhard trouve possible d'expliquer les centrosomes décrits par Mc Clure (1897) chez *Helix pomatia* par le fait que l'auteur y a pu prendre pour centrosomes les traces d'une accumulation de glycogène, entraîné hors des cellules à la suite d'un traitement aqueux de l'objet.

[1]) Goldschmidt, à propos de l'obtention de telles figures, note le fait, confirmé par Bütschli (1898), que quelques substances aptes à cristalliser sous différentes formes donnent des sphérocristaux en se cristallisant dans un milieu visqueux, à demi-liquide; Goldschmidt suppose que les cellules nerveuses peuvent aussi déposer des albuminates des métaux et des combinaisons de sels métalliques avec la myéline sous la forme de sphérocristaux.

Mais les formes des centrosomes observées par moi dans les cellules nerveuses ne peuvent être expliquées par la formation et la cristallisation dans le plasma des albuminates des métaux ou d'autres combinaisons métalliques pour la simple raison que les agents fixateurs à l'aide desquels j'ai principalement étudié les centrosomes ne renferment point de métaux. Je ne puis non plus rapporter les centrosomes étudiés par moi, aux formations énigmatiques décrites dans les cellules nerveuses par Legendre, Rhode, et Erhard même, car il n'y a rien de commun entre eux. Je ne puis enfin approuver l'expression „centrosomoïdes" qu'Erhard emploie en parlant de ces formations, d'autant plus qu'aucun autre auteur ne les a prises pour des centrosomes. La seule objection qu'il faille examiner sérieusement est celle que l'on peut décrire comme centrosome l'enroulement spiral des neurofibrilles dans ce qu'on appelle „le cône", surtout sur les coupes tangentielles orientées vers le point de l'émission du prolongement nerveux, comme cela a été déja noté par Buehler (1895, 1898), Studnička (1900), Heidenhain (1911). Mais il ne me paraît pas plus difficile d'élucider ce cas aussi. Ordinairement j'étudiais mon objet sur une série de coupes successives, et, dans ce cas, il est facile de constater que les formations décrites par moi dans cet ouvrage comme centrosomes n'ont souvent aucune communication avec le cône du prolongement nerveux, mais en sont séparés par une couche de protoplasma plus ou moins considérable, renfermant en abondance la substance chromophile, les éléments du chondriome, de l'appareil réticulaire et d'autres formations propres au plasma du corps cellulaire. En outre le prolongement nerveux se détache du corps de la cellule toujours dans la direction centripète (du moins dans les cellules unipolaires, dominantes dans les ganglions des Mollusques), c'est-à-dire du côté médial de la cellule, tourné vers le centre du ganglion, tandis que le centrosome, de même que la cavité du noyau où il est logé ordinairement, ne sont pas tenus à garder toujours cette orientation et peuvent se rencontrer dans d'autres endroits du corps cellulaire, voire même du côté opposé au „cône". Enfin je n'ai jamais observé de disposition spirale quelconque des éléments dans les limites de la sphère elle-même, qui correspond à l'enroulement spiral des neurofibrilles, si caractéri-

stique pour le „cône". Il convient ici d'ajouter que ce dernier phénomène s'observe aisément sur l'objet étudié par moi.

Un fait qui semble intéressant, c'est que, dans les cas où le centrosome lui-même n'est pas découvert, la place de son siège habituel, dans la cavité du noyau ou simplement en un certain point près du noyau où cette cavité n'est qu'indiquée, est presque toujours marquée d'une manière ou d'une autre dans la cellule (surtout par rapport à la situation du chondriome, de l'appareil réticulaire et d'autres éléments dans le plasma; fig. 12, 23, 32), de sorte qu'il est nécessaire de le noter comme un point spécial, le point polaire du corps cellulaire.

Appareil de Golgi intracellulaire.

Le but que je me suis ensuite proposé dans cet ouvrage a été d'élucider les rapports mutuels existant dans les cellules étudiées par moi entre le centrosome et l'appareil intracellulaire de Golgi. Dans le mémoire de M. Pilat (1902), qui a étudié les cellules de la couche médullaire de la capsule surrénale de *Erinaceus europaeus*, a été signalée la circonstance que l'appareil de Golgi se dispose dans ces cellules, à l'intérieur de la sphère du centrosome qui l'entoure de tous côtés et, jusqu'à un certain point, lui correspond par ses contours. Ballowitz (1900; 1,2), qui a décrit saus doute le même appareil réticulaire dans les cellules de l'épithélium de l'enveloppe de Descemet sous le nom de centroforme, note un autre rapport entre cette formation et la sphère: d'après Ballowitz, le centroforme se dispose sur la périphérie dans la circonférence de la sphère, l'enveloppant de tous côtés. En présence de cette divergence de vues, j'ai eu la curiosité d'élucider le vrai rapport mutuel existant entre la formation et la sphère dans les cellules nerveuses des Mollusques. La nouvelle méthode de Golgi (Arch. Ital. de Biol., T. 69; 1908) pour l'appareil réticulaire n'a malheureusement pu être appliquée lors de mes recherches, vu la difficulté considérable qu'offre l'imprégnation par le nitrate d'argent de mon objet lors de ce traitement. J'ai dû employer exclusivement l'impré-

gnation de cette formation par l'acide osmique d'après la méthode de Kopsch (1902), de Sjövall (1906), et principalement d'après la méthode de Kopsch modifiée par moi-même et ci-dessus exposée.

Actuellement nous possédons toute une série de travaux concernant l'appareil réticulaire dans les cellules nerveuses des Invertébrés, particulièrement des Mollusques; ces travaux se rapportent, pour la plupart, à l'école de Nussbaum de la période des années 1910—1912. Mais encore avant l'apparition de cet ouvrage, M. Popoff (1906, 1907) avait imprégné par l'acide osmique d'après la méthode de Kopsch et de Sjövall dans les cellules nerveuses de *Helix pomatia* des formations ayant l'aspect de fils sinueux, isolés, non anastomosés entre eux, qu'il considère comme des éléments de l'appareil réticulaire et identifie aux chromidies, ou, ce qui revient au même, aux chondriosomes des cellules nerveuses de ce Mollusque. Egalement Legendre (1908—1909), dans le même objet et avec les mêmes méthodes de traitement, décrivait des granules osmiophiles de formes sphérique, ellipsoïde, annulaire, simulant des croissants ou simplement des bâtonnets; ces granules sont disséminés dans tout le corps des cellules, et l'auteur marque leur disposition tant soit peu concentrique. Legendre paraît supposer que ces granules osmiophiles, correspondent, peut-être, au réseau de Golgi dans les cellules nerveuses des Vertébrés.

Weigl (1910; 1), dans les cellules nerveuses des Céphalopodes (en particulier dans celles de *Octopus*, de *Sepia*, de *Loligo* et de *Eledone*), a décrit, à l'aide du traitement par l'acide osmique, l'appareil de Golgi intracellulaire, comme formé principalement de fils courts et de fils plus ou moins longs, souvent sinueux ou circonvolutionnés, qui se ramifient rarement et ne s'anastomosent entre eux que dans des cas exceptionnels, de sorte qu'ils ne forment dans leur ensemble aucun réseau clos. Weigl (1910; 2) a étudié cette formation aussi chez les Gastéropodes. D'après lui, l'appareil de Golgi est représenté exclusivement chez *Helix pomatia*, *Limnaea palustris*, *Planorbis corneus*, *Paludina vivipara*, par des fils courts, bactérioformes, qui souvent sont étroitement tassés et remplissent presque entièrement tout l'endoplasme des cellules nerveuses. Des fils

plus longs, recourbés ou sinueux, s'observent très rarement; par conséquent l'auteur n'a jamais observé ici de liaison entre ces éléments, ni leur ramification. Mais chez *Tethys leporina* il a trouvé dans quelques cellules nerveuses la même forme de l'appareil, dans d'autres cellules, tout au contraire, il a observé de longs fils sinueux et enchevêtrés qui se bifurquent, s'anastomosent entre eux et forment par places un réseau parfaitement régulier, semblable à celui qui représente ordinairement l'appareil de Golgi intracellulaire dans les cellules nerveuses des Mammifères.

Poluszyński (1911) décrit cet appareil dans les cellules nerveuses des Crustacés *(Homarus vulgaris, Astacus fluviatilis* et *Squilla mantis*) sous l'aspect de fils courts, droits ou quelque peu recourbés, et de granules nombreux d'une forme plus ou moins régulière; en outre il y observe parfois des éléments semi-annulaires ou formant des anneaux complets de l'appareil de Golgi. Bialkowska et Kulikowska (1911, 1912), qui ont étudié les cellules nerveuses chez *Lumbricus*, quelques sangsues et des Insectes, y ont trouvé l'appareil réticulaire intracellulaire de forme variée. Chez *Lumbricus* et les sangsues, l'appareil de Golgi figure un véritable réseau; chez les insectes il consiste dans certains cas en fils courts, droits ou recourbés (chez *Periplaneta orientalis*, chez les larves des libellules), dans d'autres cas on y voit en outre des formes plus compliquées, simulant des cercles, complets ou non clos ou demi-clos, et de longs fils, souvent sinueux, se ramifiant ou s'anamostosant entre eux (les chrysalides de *Sphinx ligustri*, les chenilles de *Arctia*, de *Locusta*). Chez certains insectes (par ex. chez *Dytiscus*), selon les données de ces investigatrices, outre les éléments mentionnés de l'appareil de Golgi intracellulaire, on observe encore de petits nodules et de petites corbeilles d'aspect réticulé. Bialkowska et Kulikowska ont observé dans des cas assez rares chez les insectes les fils de cet appareil aussi dans les prolongements nerveux, quelquefois sur tout le trajet de ces derniers jusqu'à la masse ganglionnaire centrale (le neuropil).

Rina Monti (1914) décrit l'appareil de Golgi dans les cellules nerveuses des Crustacés (*Astacus fluviatilis* et *Homarus vulgaris*), contrairement aux indications de Poluszyński,

sous l'aspect d'un véritable réseau de fils sinueux et enchevêtrés occupant tout le corps plasmique des cellules, à l'exception d'une mince couche périphérique. Il est vrai que, d'après les observations de Rina Monti, dans ce cas on a affaire à la fragmentation de l'appareil en éléments filaires isolés, mais d'après son volume, sa disposition et la configuration générale de ces fils, l'appareil de Golgi ne présente pas dans le cas donné de différence notable avec sa forme reliée précédente.

Le résumé littéraire sommaire que je viens d'exposer nous démontre que l'appareil de Golgi dans les cellules nerveuses des Invertébrés est loin de se présenter toujours sous la forme reliée close réticulaire, mais, dans la plupart des cas, il se présente sous l'aspect d'éléments isolés de ce réseau, lesquels peuvent présenter beaucoup de variations différentes sous le point de vue de la fragmentation, du volume, de la forme et de leur disposition dans les cellules; ces variations dépendent de tels ou autres états physiologiques des organismes entiers et de leurs éléments cellulaires isolés (il va sans dire qu'il est nécessaire de prendre ici en considération l'action souvent inégale des réactifs employés). Les auteurs ci-dessus mentionnés se bornaient principalement à constater le phénomène lui-même, sans approfondir essentiellement ses causes et sa dépendance. L'existence de variations très considérables sous l'aspect de l'appareil de Golgi intracellulaire a été noté encore par Bergen (1904), lequel a étudié cette formation d'une manière détaillée dans diverses cellules des Mammifères et, en partie, des oiseaux, et a décrit tout un cycle de développement et de régression de cette formation en dépendance de son état fonctionnel. Les recherches expérimentales de Marcora (1910) prouvent la désagrégation de la forme reliée réticulaire de l'appareil de Golgi dans les cellules nerveuses lors de la lésion des fibres nerveuses émises par elles; cette forme reliée, d'après les observations de l'auteur, peut se rétablir, si la lésion n'est pas grande: à la suite de fortes lésions, les fragments de l'appareil se dissocient en granulation. Ramon-Cajal (1915) donne des recherches très détaillées sur la dépendance des variations morphologiques de l'appareil de Golgi de divers états physiologiques des cellules, dans un de ses articles récemment paru et consacré à cette question. Il a étudié des cellu-

les variées: nerveuses, glandulaires, épithéliales, cartilagineuses, conjonctives, etc., à différents stades de leur développement et lors de différents états fonctionnels à la suite de conditions naturelles ou artificiellement créées. Ramon-Cajal avance ici comme une thèse générale que, lors de divers processus dégénératifs la substance de l'appareil de Golgi se réduit, et la forme réticulaire reliée se perd; au réseau se substituent ses fragments isolés, lesquels, lors de ses stades dégénératifs ultérieurs, se transforment en globules ou en vésicules, perdant la faculté de se colorer électivement par les méthodes convenables. Au contraire, dans les périodes précédant l'activité la plus intense et créatrice des cellules, la substance de l'appareil réticulaire est capable de s'hypertrophier. Comme exemple frappant de l'influence de l'état fonctionnel des cellules sur la forme de l'appareil, nous pouvons nommer ses modifications lors du processus de la division cellulaire mitotique quand sa forme réticulaire, reliée, à en juger par les descriptions de Perroncito (1910), confirmées par Deineka (1912) et Ramon-Cajal (1915), se dissocie en éléments isolés, nommés dictyosomes.

Passant maintenant à mes propres recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules nerveuses de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus*, je dois avant tout constater d'un côté la diversité extrême des formes qu'il affecte dans les cellules, de l'autre la grande ressemblance de plusieurs éléments avec les chondriosomes actuellement décrits d'une manière assez détaillée dans les cellules nerveuses des animaux supérieurs (Nageotte, 1909; Büssaca, 1913; Schirokogoroff, 1913; Cowdry, 1913, 1914, et d'autres). Il est quelquefois assez difficile de déterminer ce qui se trouve au moment donné dans telle ou telle cellule nerveuse de ces mollusques: est-ce le véritable appareil de Golgi ou le chondriome, tant sont effacées ici les délimitations de leurs distinctions morphologiques.

Toutes mes reproductions sur les fig. 7—21 représentent les préparations des cellules nerveuses du même exemplaire d'animal, pour pouvoir les comparer d'une manière plus déterminée sous tel ou tel rapport.

Dans les cellules reproduites fig. 7—13, les éléments de l'appareil de Golgi sont disséminés en grand nombre

dans le plasma: dans certains cas ils affectent la forme de petits bâtonnets nettement délimités et bactérioformes (fig. 9, 10), parfois ils se rapprochent de la forme granulaire (fig. 7, 8), et d'autres fois simulent de longs fils sinueux ou recourbés (fig. 13). Entre ces formes on peut observer dans différentes cellules toutes une série graduelle de formes transitoires (fig. 7—13), qu'on peut étudier sur les préparations. L'appareil de Golgi, sous l'une ou l'autre des formes ci-dessus décrites, est le plus répandu dans les cellules nerveuses des Mollusques étudiés par moi, de sorte qu'il faut admettre que cette formation est la plus typique ici. Mais les éléments qui s'osmient dans ces cellules sont loin de se borner aux formes notées ci-dessus, et, lors de leur comparaison ultérieure, ils poursuivent deux directions principales. Dans la variation des formes, ces cellules peuvent se présenter comme formes filaires, s'anastomosant ou se ramifiant, munies quelquefois de légères varicosités (fig. 14); à ces formes, à leur tour, se substituent graduellement des fils extrêmement longs et minces, disposés non seulement dans diverses directions du corps cellulaire, mais se poursuivant encore le long du prolongement nerveux jusqu'au neuropile lui-même (fig. 15); ces fils sont en partie lisses, en partie légèrement grenus. Et, si les éléments osmiophiles représentés sur les fig. 7—13 ont beaucoup de traits communs avec les formes mitochondrioles (chondriosomes, chondriocontes), les éléments représentés sur les fig. 14, 15, d'après leur extérieur et leur disposition dans la cellule, ne peuvent être autre chose que de véritables formations mitochondriales. Parfois on voit des aspects d'une dissociation granuleuse bien accusée (fig. 16), qui commence par l'apparition de varicosités ou d'épaississements et aboutit à leur désagrégation complète en grains isolés. Mais, vu la rareté de ces aspects, leur nature me paraît douteuse et j'attribue en grande partie une telle dissociation granuleuse générale à l'action déformante des réactifs.

Dans une toute autre direction que la précédente, on peut facilement observer la modification de la forme de l'appareil de Golgi dans les cellules représentées sur les fig. 17—21. Ici ses éléments deviennent plus épais, revêtent un caractère plus massif et peuvent changer leur aspect de bâton-

nets et de fils droits ou légèrement recourbés en celui de formations simulant des demi-anneaux, des crochets ou même des mailles (fig. 17).

Les stades ultérieurs de la transformation aboutissent à une fusion des éléments isolés, qui forment des figures de contours plus compliqués (fig. 18), où, à mesure de la croissance de la masse, se réduit le nombre général de leurs éléments isolés dans les cellules, ce qui donne un certain fondement à la supposition que dans le cas donné ce sont précisément ces éléments qui fusionnent. Les fig. 19 et 20 peuvent illustrer l'évolution ultérieure de ce processus, accompagnée de la complication toujours croissante de la configuration extérieure des éléments de l'appareil de Golgi: des anneaux apparaissent, différentes mailles, de petits pelotons ou corbeilles isolés présentant parfois une structure réticulaire. Comme résultat d'une telle fusion et de l'anastomose, nous avons de véritables formations réticulaires régulières (fig. 21) si caractéristiques pour l'appareil de Golgi et ne se distinguant en rien dans leur essence des formations dans les cellules nerveuses des Mammifères. Il faut remarquer que des formes aussi compliquées, chez les Mollusques étudiés par moi, ne sont pas du tout aussi rares que le prétend Weigl (1910; 2), mais le nombre des cellules nerveuses avec un tel appareil est très variable chez différents individus, même dans des conditionns de traitement égal et simultané.

J'ai aussi des préparations osmiées des cellules nerveuses des Mollusques dans quelques stades embryonnaires. A ces stades, les éléments de l'appareil de Golgi ayant l'aspect de bâtonnets fins, droits ou légèrement recourbés, sont surtout amoncelés au niveau de l'émission, accomplie ou en voie d'achèvement, du prolongement nerveux de la cellule, à l'endroit d'une plus grande accumulation du protoplasma; plus rarement, et en quantité minime, ils sont disposés dans l'anneau plasmique entourant le noyau de la cellule. En général, à des stades embryonnaires dans les cellules nerveuses des Mollusques, la disposition de ces éléments rappelle absolument la distribution des chondriocontes dans les cellules nerveuses (surtout unipolaires) à des stades précoces de l'embryon de la poule, au dire de Hoven (1910).

J'ai étudié avec plus de détails les cellules nerveuses dans les premières périodes après la sortie des Mollusques du cocon de l'oeuf. Dans la cellule nerveuse d'un tel Mollusque de 2 semaines, reproduite sur la fig. 27, les éléments de l'appareil décrits par moi ne sont plus tellement entassés au niveau de l'émission du prolongement, comme ceci a lieu à des stades embryonnaires, mais distribués plus également dans tout le corps de la cellule et de son prolongement. Nous voyons la même chose dans les cellules nerveuses plus développées d'un Mollusque de 4 semaines (fig. 28), où se manifeste déjà une certaine amplification des formes des éléments de l'appareil de Golgi fixant l'acide osmique, mais encore à un degré très faible. Chez de tels animaux très jeunes, on observe une disposition plus périphérique des éléments décrits, surtout dans le prolongement nerveux et dans la formation appelée „cône".

Je dois placer ici une réserve essentielle: c'est que c'est conventionnellement que je fais mes comparaisons entre les formes isolées de l'appareil de Golgi dans différentes cellules nerveuses, en suivant le principe de leur étude comparée. En réalité, certainement, le cycle de leur développement naturel dans chaque cellule donnée peut être quelque peu autre. Je ne veux que démontrer que les formations décrites par moi chez *Limnaea* et *Planorbis* qui s'imprègnent par l'acide osmique lors des méthodes appliquées pour l'étude de l'appareil de Golgi, se présentent comme des éléments se correspondant dans différentes cellules nerveuses de ces animaux et se substituant les uns aux autres, jusqu'à un certain point au moins.

Quant au rapport existant entre l'appareil de Golgi et la sphère du centrosome dans les cellules données, je dois dire avant tout, contrairement aux indications de Pilat (1912) sur les cellules de la capsule surrénale du hérisson, que je n'ai jamais observé d'appareil à l'intérieur de la sphère elle-même, quand elle est nettement accusée; tout au contraire, il se trouve toujours hors de ses limites. Dans certains cas les éléments de l'appareil de Golgi sont distribués plus également dans le protoplasma des cellules et ne présentent de disposition radiaire que dans la circonférence de la sphère (fig. 29), pareille à la disposition plus d'une fois signalée par

les auteurs (Benda, 1899; Meves, 1909, et d'autres) chez les chondriosomes; dans d'autres au contraire, ils s'accumulent sur la périphérie de la sphère et par là même se rapprochent de la disposition plus caractéristique pour l'appareil de Golgi. Sur la fig. 30 sont représentées trois accumulations isolées pareilles sur la périphérie de la sphère du centrosome, et l'on peut se convaincre que les éléments formant ces accumulations sont parfaitement identiques aux autres éléments disséminés dans tout le plasma. Parfois l'appareil de Golgi forme un anneau complet autour de la sphère et ses éléments entrent en corrélations plus étroites (fig. 31). Il est intéressant de marquer ici encore la circonstance que dans l'enfoncement du noyau on peut observer quelquefois un appareil réticulaire nettement accusé, typique, d'une forme massive et fort compliquée (fig. 32); ses différentes parties sont reliées par places entre elles par des fils excessivement minces. L'appareil de Golgi remplit sous cet aspect presque tout l'enfoncement du noyau, mais dans ce cas on n'y observe pas de sphère du centrosome.

Il faut noter en général qu'à l'endroit de la disposition habituelle du centrosome, dans le centre de la saillie plasmique marquée par moi comme point polaire des cellules (voir plus haut), et qui forme l'enfoncement du noyau, on peut observer souvent une distribution, plus abondante que dans le reste du plasma, des éléments de l'appareil de Golgi, même quand on n'y peut prouver la présence de la sphère et des centrioles (fig. 12, 23).

Formation du glycogène et du lipochrome.

Lors du traitement par l'acide osmique, dans les cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis* s'observent souvent d'assez grosses masses, ne possédant pas de forme quelconque régulière et constante. Parfois ces masses se présentent comme finement granuleuses et se colorent par l'acide osmique en gris foncé (fig. 23—25, 29), dans d'autres cas elles sont homogènes et se colorent alors en différentes teintes, en commençant par un brun très clair jusqu'au très faible jaunâtre

(fig. 26). Ces formations s'observent aussi sur les préparations fixées par les méthodes de Flemming, Altmann, Champy, et se colorent par beaucoup de couleurs et surtout par la fuchsine d'Altmann. Le plus naturel était de supposer que ce n'est là autre chose que des accumulations de glycogène, décrites en détail dans les cellules nerveuses de *Piscicola* et de *Helix pomatia* par Erhard (1911, 1912). A en juger par ces données, le glycogène s'observe chez *Helix pomatia* dans ces cellules sous l'aspect d'assez grosses gouttes étirées le long des bandelettes, ou sous la forme d'une fine granulation, ou même simplement sous celle d'accumulations plus diffuses dans le plasma. Le glycogène s'observe dans le corps des cellules nerveuses comme dans leurs prolongements, et quelquefois en très grande quantité, et peut remplir une partie considérable du plasma cellulaire. L'étude du glycogène dans les cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis*, entreprise par moi sur des matériaux fixés dans l'alcool absolu avec l'emploi des réactions iodiques d'après Driessen (fig. 4) et la coloration spéciale par le violet de gentiane d'après Lubarsch (fig. 5), m'a convaincu de la concordance parfaite de ces accumulations cellulaires avec les masses colorées à l'acide osmique dont il vient d'être parlé. Evidemment l'acide osmique se présente comme un réactif contribuant à la conservation du glycogène, au moins dans les cellules données, même lors des traitements aqueux ultérieurs de l'objet, car j'ai réussi à faire des réactions iodiques sur des matériaux fixés par le sublimé osmique (voir les méthodes d'imprégnation), et à obtenir une coloration de glycogène parfaitement caractéristique, représentée par moi sur la fig. 6.

Ainsi j'ai eu la possibilité d'étudier simultanément sur mes préparations traitées d'après la méthode de Kopsch modifiée par moi, dans les cellules nerveuses des Mollusques les éléments de l'appareil de Golgi imprégnés par l'acide osmique, et les accumulations de glycogène; et j'ai acquis la certitude que cet appareil prend une part active à la formation même du glycogène, qui peut être représentée ainsi: le glycogène apparaît toujours au niveau des éléments de l'appareil de Golgi simulant des fils recourbés, des anneaux, complets ou

non, ou des mailles; il y adhère étroitement et s'en trouve plus ou moins entouré (fig. 23). A mesure de l'accroissement des accumulations isolées de glycogène, la masse des éléments de l'appareil y adhérant diminue graduellement; ces derniers semblent fondre à la surface du glycogène déposé et finissent par disparaître complètement. A côté d'une pareille disparition d'éléments isolés de l'appareil de Golgi, on peut observer dans l'épaisseur des accumulations de glycogène elles-mêmes l'apparition de granules caractéristiques de lipochrome sous la forme de gouttes sphériques; d'abord ces granules apparaissent au nombre de 1—2, et puis en plus grand nombre. J'ai réussi à observer plus d'une fois le processus de la formation du glycogène dans les cellules nerveuses des Mollusques, et il s'y accomplit toujours sous les mêmes formes déterminées. Seulement, dans certains cas, il ne s'étend pas sur toute la cellule, mais se produit partiellement, tantôt dans l'une, tantôt dans l'autre région cellulaire; à mesure de l'accumulation du glycogène, on ne trouve plus d'éléments de l'appareil de Golgi dans la région cellulaire donnée, ou bien il y en reste fort peu (par. ex. fig. 29). Parfois on réussit à trouver des cellules où la formation du glycogène se produit dans tout leur territoire, et ce processus commence ordinairement un peu plus tôt au niveau de la périphérie, ce qui donne la possibilité d'en observer les différents stades simultanément dans une cellule. La cellule reproduite fig. 23 présente précisément un cas pareil. On peut suivre ici comment apparaissent d'abord les premières accumulations de glycogène au niveau de la surface concave des éléments de l'appareil de Golgi, et comment elles en sont parfois complètement enveloppées. La masse formant les éléments mêmes de l'appareil commence peu à peu à se réduire, et ils disparaissent graduellement pour faire place à des granules de lipochrome, qui d'abord s'ébauchent dans l'épaisseur des accumulations de glycogène et plus tard se portent à sa surface.

Fait intéressant: lors du traitement par l'acide osmique, il n'y a que le glycogène nouvellement formé qui revête principalement l'aspect caractéristique, finement granuleux; ses accumulations plus anciennes deviennent parfaitement homogènes et se colorent faiblement en brunâtre ou

jaunâtre pâle. Cette homogénisation du glycogène est toujours accompagnée d'une sécrétion plus intense de lipochrome, comme on peut le voir sur les fig. 24 et 25. On peut se représenter ainsi le processus donné: lors de la formation du glycogène, la substance osmiophile de l'appareil de Golgi se dissocie et une partie de sa substance lipoïde, sous forme de granulation extrêmement fine, se distribue dans l'épaisseur de l'hydrocarbure en voie de formation; plus tard un nouveau lipoïde, le lipochrome, se forme aux dépens de cette granulation. Dans les périodes qui suivent une accumulation accélérée de glycogène, les éléments de l'appareil décrits ici sont souvent complètement absents dans les cellules (fig. 24, 25), tandis qu'un peu plus tard on les y revoit en grande quantité et ils s'y disposent dans les intercalations plasmiques entre les grumeaux de glycogène (fig. 26), mais n'ont plus avec le glycogène de rapports aussi intimes que lors du processus de la formation de cet hydrocarbure, ce dont on peut se convaincre facilement en comparant entre elles les cellules nerveuses du mollusque sur les fig. 23 et 26. Par son processus, cette formation du glycogène dans les cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis* rappelle dans ses traits principaux celle de l'amidon dans différents objets végétaux avec participation des éléments mitochondriaux, comme cela est prouvé dans les nombreux ouvrages de Guillermond et dans l'article de Pensa (1912), où les éléments mitochondriaux représentés par cet auteur, par leur extérieur et leur rapport à la substance produite par eux, rappellent dans certains cas les éléments de l'appareil de Golgi décrits par moi.

Quant au lipochrome, outre sa sécrétion, pour ainsi dire complémentaire, lors de l'accumulation du glycogène, il possède un autre processus de formation dans les cellules nerveuses des mollusques, qui a souvent pour résultat des accumulations extrêmement abondantes du pigment donné. Ce processus consiste en ce que les éléments de l'appareil de Golgi en forme de bâtonnets, de fils ou d'anneaux, revêtent d'abord un aspect légèrement granuleux, ensuite leur granulation devient plus accusée et ils finissent par se dissocier, complètement ou en partie, en séries de grains, qui se boursouflent légèrement, s'accroissent et revêtent l'aspect de gra-

nules sphériques (fig. 22); ces granules se colorent moins intensivement par l'acide osmique et deviennent absolument analogues aux granules de lipochrome ayant la forme caractéristique de gouttes sphériques et formés plus tôt. Sans doute, cette transformation directe de la substance de l'appareil de Golgi en granules de lipochrome peut être encore, jusqu'à un certain point, sujette à contestation, mais on peut dire dans tous les cas que la participation de ses éléments à la formation du lipochrome peut être aussi bien prouvée que la part que prennent les chondriosomes des cellules glandulaires à la formation de la sécrétion.

Cowdry, dans son dernier ouvrage (1914) sur les mitochondries dans les cellules nerveuses des ganglions spinaux chez les Vertébrés, admet dans ces cellules la formation du lipochrome aux dépens des chondriosomes en se basant sur le fait qu'à mesure de la déposition de ce pigment, la quantité commune des chondriosomes dans les cellules décroît sensiblement. Je puis affirmer la même chose par rapport à ceux des éléments des cellules nerveuses que tous les auteurs sont unanimes à décrire chez les Vertébrés comme appareil de Golgi.

Relations mutuelles entre l'appareil de Golgi et le chondriome.

J'ai déjà signalé plus haut que la méthode de l'imprégnation par l'acide osmique que j'employais principalement lors de l'étude de mon objet, se présente, jusqu'à un certain point, commune pour l'appareil de Golgi et pour le chondriome. Il est vrai qu'on croyait, il n'y a pas longtemps, que les mitochondries ne s'imprègnent pas par l'acide osmique. Il est intéressant sous ce rapport de citer l'observation de Regaud (1909) qui dit que, quoique la myéline des fibres nerveuses se colore, d'après sa méthode, d'une façon analogue aux chondriosomes, l'identité des réactions colorantes de la substance de ces formations n'est pas parfaite, car l'acide osmique colore en noir la myéline et non les chondriosomes. Je dois dire qu'au contraire, lors d'un certain traitement, les chondriosomes

se colorent par l'acide osmique plus intensivement que la myéline et beaucoup d'autres lipoïdes (par ex. le lipochrome), car la myéline, par l'acide osmique, ne foncit guère que lors de la fixation première de l'objet pour résister presque entièrement à toute imprégnation ultérieure et ne prendre souvent, surtout dans la profondeur des tissus, qu'une très faible coloration en gris ou olive-jaunâtre. Quant à la faculté de l'acide osmique d'imprégner les éléments véritablement mitochondriaux, j'ai eu la possibilité de m'en convaincre sur de nombreuses formations cellulaires des animaux supérieurs. Nous trouvons aussi dans la littérature des indications là-dessus: par ex. Van Durme (1907), Popoff (1906—1907), Fauré-Frémiet (1910) et d'autres ont décrit les mitochondries dans les cellules génitales par la méthode Sjövall. Puis M. et W. Lewis (1915), en étudiant les mitochondries dans les cellules croissant dans la culture des tissus, ont observé directement leur foncissement sous l'effet des vapeurs de l'acide osmique. Il suit de là que le fait de la coloration par l'acide osmique ne peut servir par lui-même de critérium pour la délimitation des éléments de l'appareil de Golgi et des éléments du chondriome, et souligne même, au contraire, la communauté de certaines réactions microchimiques qui leur sont propres. Ce qui mérite encore ici une grande attention, c'est que les formations décrites par moi dans les cellules nerveuses et considérées par les auteurs comme appareil de Golgi, ont été obtenues par moi aussi lors des méthodes mitochondriales de traitement, par exemple lors de la coloration d'après Benda et surtout par la fuchsine d'Altmann d'après Kull, de sorte que nous pouvons dire, en nous basant sur les réactions colorantes employées, que dans ces cellules la ressemblance entre les chondriosomes et les éléments osmiophiles est très considérable.

Une question se pose: à quoi rapporter les éléments fixant l'acide osmique dans les cellules nerveuses des Mollusques, à l'appareil de Golgi ou au chondriome? Cette question est étroitement liée à celle des rapports entre l'appareil de Golgi et le chondriome en général, qui souvent excite des débats dans la science.

Dans ces derniers temps, grâce aux observations de Perroncito (1911), aux travaux de l'école de Nussbaum,

résumés dans sa récente communication (1913), aux recherches de Cowdry (1913) et surtout Ramon-Cajal (1915), la science confirme toujours davantage l'opinion que l'appareil réticulaire de Golgi et le chondriome, par leurs propriétés morphologiques, chimiques, topographiques et fonctionnelles, se présentent comme deux formations absolument différentes, existant dans les cellules constamment et indépendamment l'une de l'autre. Mais ces vues ne me paraissent guère pouvoir être bien catégoriques: les distinctions morphologiques et, en partie topographiques, entre l'appareil de Golgi et le chondriome, ne sont incontestables que dans le cas où l'appareil de Golgi se présente sous sa forme caractéristique et typique, mais ces distinctions disparaissent en grande partie quand il se présente sous l'aspect d'éléments isolés et disséminés que Perroncito a appelés dictyosomes. Perroncito (1911) lui-même n'a pas toujours réussi à distinguer les dictyosomes des chondriosomes et a dû les marquer quelquefois par des points d'interrogation. Le fait de l'existence de formes transitoires entre les chondriosomes et les éléments de l'appareil de Golgi a été confirmé par Weigl (1912) dans les cellules sexuelles des Mollusques. Quant à la composition chimique de ces formations, elle a été déterminée pour le chondriome, d'après des recherches récentes (Regaud, Policard, Mawas, Fauré-Frémiet, Mayer, Schaffer), comme formée de deux substances différentes, une albumineuse et une autre lipoïde, se rapprochant de la lécithine. Ramon-Cajal et Weigl déterminent la composition de l'appareil réticulaire comme formée des mêmes substances chimiques. Certainement il existe une certaine distinction chimique et physique entre ces deux formations [1]), par exemple par rapport à certains procédés microtechniques, mais elle ne saurait avoir de caractère de principe, surtout si l'on prend en considération que le chondriome et l'appareil de Golgi, dans différentes cellules et lors de différents états fonctionnels, ne présentent pas par eux-mêmes de constance parfaite dans leurs propriétés chimiques et physiques.

[1]) Il s'entend qu'il n'est pas question d'une ressemblance ou d'une distinction absolue entre l'appareil de Golgi et le chondriome, mais de leurs propriétés relatives, semblables ou différentes.

La méthode de Golgi (avec l'acide arsénieux), spécifique pour l'appareil réticulaire, colore aussi le chondriome (Perroncito, 1910; Deineka, 1914); la méthode de l'imprégnation par l'acide osmique le colore aussi (comme il a été signalé plus haut). Lors de la fixation d'objets par des mélanges ayant un emploi spécial dans la technique mitochondriale, l'appareil de Golgi, comme j'ai eu souvent l'occasion de m'en convaincre, se conserve très bien. Le seul point que l'on puisse signaler ici, c'est l'insensibilité de l'appareil de Golgi par rapport aux colorations mitochondriales, mais cette distinction n'est pas tout à fait constante, car Comes (1909) a réussi, par exemple, à colorer l'appareil réticulaire d'après la méthode de Benda; Ballowitz (1900) a coloré le centroformium décrit par lui, par l'hématoxyline ferrique. On peut noter ici beaucoup d'autres indications pareilles.

Mais par rapport aux cellules nerveuses de *Limnaea* et de *Planorbis*, cette différence entre les éléments de l'appareil de Golgi et du chondriome s'atténue aussi considérablement, car les éléments s'imprégnant par l'acide osmique se décèlent aussi lors des colorations mitochondriales d'après Benda, surtout d'après Altmann et Kull; à l'aide des méthodes mitochondriales, je n'ai pas réussi à obtenir d'éléments nouveaux, comparativement à ceux qu'on obtient par l'application de la méthode de Kopsch modifiée par moi.

En me basant sur l'étude des cellules nerveuses de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus* sur les matériaux, traités d'un côté par l'acide osmique, de l'autre par les méthodes mitochondriales, je suis venu à la conviction que les éléments de ces cellules décrits comme appareil de Golgi, possèdent dans plusieurs cas tous les attributs du chondriome quant à la forme, la disposition, la fonction (formation du glycogène et du lipochrome) et aux substances colorantes. Il est vrai que, dans les différentes cellules nerveuses des Mollusques signalés, ces éléments sont loin d'être les mêmes et peuvent être partagés en trois groupes.

1) Des éléments assez massifs, s'imprégnant intensivement par l'acide osmique et moins nettement par les couleurs mitochondriales; ils ne se disposent que dans le corps des

cellules, ne s'étendent pas jusque sur les prolongements, présentent la forme de sphères, de mailles, de fils sinueux massifs, de corbeilles et de pelotons et peuvent se fusionner et s'anastomoser en formes liées réticulaires (fig. 18—21). Il faut considérer ces formations comme le véritable appareil de Golgi. Elles s'observent dans les cellules nerveuses chez *Limnaea* et *Planorbis* assez rarement, et le nombre de cellules possédant un appareil de cette forme varie chez différents individus.

2) Des éléments se présentant sous la forme de fils longs et minces, s'anastomosant souvent ou se ramifiant, tantôt lisses, tantôt légèrement grenus, se continuant dans le corps des cellules comme dans leurs prolongements (fig. 14, 15). Il faut considérer ces éléments comme de véritables formations mitochondriales. Ils s'observent plus souvent dans les cellules nerveuses moins grosses des Mollusques.

3) Des éléments simulant ou bien des bâtonnets courts, se rapprochant quelquefois de la forme granuleuse, ou bien des bâtonnets et des fils plus longs, tantôt droits, tantôt recourbés de différente façon (fig. 7, 13, 17). Ils se disposent non seulement dans les cellules elles-mêmes, mais peuvent encore pénétrer dans leurs prolongements (fig, 10), se colorent facilement par l'acide osmique et les couleurs mitochondriales et sont les plus répandues dans les cellules nerveuses des Mollusques. Je considère ces éléments comme des formes intermédiaires indifférentes qu'on peut rapporter également au chondriome et aux éléments de l'appareil de Golgi.

Il va sans dire que toutes ces formes ne sont pas nettement délimitées et peuvent être reliées entre elles par toutes sortes de formes transitoires, quelquefois même dans les limites de la même cellule, mais dans la plupart des cas dans chaque cellule donnée à un certain moment prédominent les éléments d'une forme quelconque, plus déterminée.

En me basant sur mon étude des cellules nerveuses de *Limnaea stagnalis* et de *Planorbis corneus*, pour la question des relations mutuelles entre l'appareil de Golgi et le chondriome, je puis dire que:

1) l'appareil de Golgi et le chondriome, au moins dans cet objet, sont des formations extrêmement voisines,

se substituant l'une à l'autre ou se formant l'une aux dépens de l'autre;

2) qu'il existe des formes transitoires indifférentes de ces formations qui ont le même aspect, la même disposition dans les cellules, les mêmes réactions par rapport aux substances colorantes et la même importance fontionnelle par rapport à leur participation à la formation de la sécrétion (dans le cas donné du glycogène et du lipochrome).

Quelle est au juste la valeur de la première thèse, c'est ce que montrera l'étude ultérieure de la question; mais quant à la présence dans certaines cellules nerveuses des Mollusques donnés d'éléments plasmiques qui se présentent comme communs au chondriome et à l'appareil de Golgi (si on les reconnaît comme formations cellulaires constantes), je puis la poser en fait.

EXPLICATION DES FIGURES.

Pl. XXII—XXIV.

Tous les dessins sont faits à l'aide de l'appareil dessinateur de Zeiss. Obj. Reichert 1/12 imm. homog. à l'huile; oc. comp. 8; tube du microscope 160 mm.

Planche XXII.

Fig. 1. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Alcool absolu avec acide nitrique. Coloration hématoxyline ferrique et fuchsine acide. Centrioles multiples et sphère. Il y a beaucoup de vacuoles daus le protoplasma, à la suite de la dissolution des accumulations de glycogène, des formations lipoïdes, etc.

Fig. 2. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Le même traitement que dans la figure précédente. Centriole unique, entourée d'une sphère légèrement stratifiée.

Fig. 3. Cellule nerveuse de *Limnaea stagnalis*. Alcool absolu avec acide acétique. Coloration par un mélange de bleu de méthylène et d'éosine. La couche interne médullaire de la sphère, basophile; la couche externe corticale oxyphile. Dans la couche médullaire 2 centrioles. On observe une certaine disposition radiaire des éléments plasmiques par rapport à la sphère. On voit des canalicules avec les prolongements des trophocytes.

Fig. 4. Cellule nerveuse de *Limnaea stagnalis*. Alcool absolu. Carmin boraté. Les accumulations de glycogène colorées par l'iode-phénol-xylol d'après Driessen.

Fig. 5. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Alcool absolu. Carmin boraté. Accumulations de glycogène colorées au violet de gentiane d'après Lubarsch.

Fig. 6. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Sublimé osmique et acétique. Dépositions de glycogène colorées par l'iode-phénol-xylol d'après Driessen.

Planche XXIII.

Fig. 7—26. Cellules nerveuses de *Planorbis corneus*. Mélange de Meves. Imprégnation acide osmique à 2% à une t° 33—35 durant 4 jours.

Fig. 7—12, 17. Dans les cellules, les éléments de l'appareil de Golgi ayant beaucoup de traits communs avec le chondriome sont imprégnés d'acide osmique. Les granules du lipochrome sont colorés sur les préparations en nuance olive-foncé et ne sont plus noirs qu'aux endroits de leur accumulation formant masse (fig. 7, 10). Dans les noyaux des cellules du côté de l'enfoncement, on observe des plis sur l'enveloppe du noyau nucléaire, correspondants aux saillies du noyau ou aux rayons (comp. les fig. 3, 29, 30, 31).

Fig. 13—16. Dans les cellules, les formations mitochondriales sont imprégnées par l'acide osmique.

Fig. 18—21. Dans les cellules, différentes formes de l'appareil de Golgi sont imprégnées d'acide osmique. La fig. 21 représente la coupe, tangentielle vers la surface et dépourvue de noyau, d'une cellule.

Fig. 22. Formation du lipochrome. Dissociation des éléments de l'appareil de Golgi en grains, se transformant en granules de pigment.

Fig. 23. Formation du glycogène à l'intérieur des éléments de l'appareil de Golgi simulant des demi-anneaux, des sphères, etc. Le glycogène se présente sous la forme de masses finement granuleuses, gris-foncé. On observe dans les accumulations de glycogène plus périphériques l'apparition des granules du lipochrome.

Fig. 24. Stade ultérieur de l'accumulation du glycogène. On n'y observe pas d'éléments de l'appareil de Golgi. Les accumulations de glycogène ont un aspect finement granuleux. On observe la formation des granules du lipochrome.

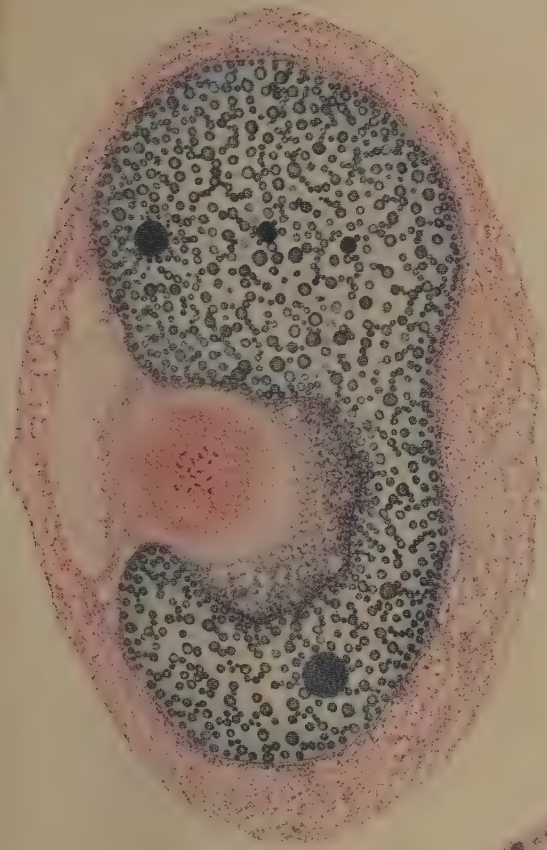
Fig. 25. Homogénisation des dépositions du glycogène à mesure de la dérivation des granules du lipochrome. On n'observe pas d'éléments de l'appareil de Golgi.

Fig. 26. Parmi les accumulations homogènes du glycogène se décèlent de nouveau les éléments de l'appareil de Golgi.

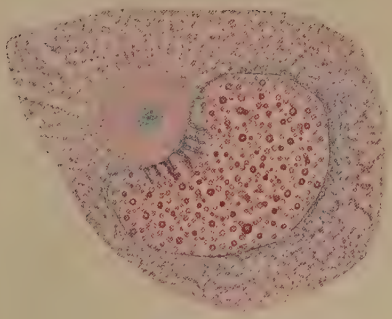
Fig. 27. Cellule nerveuse de *Limnaea stagnalis* de 2 semaines (à partir de la sortie de l'oeuf). Mélange d'Altmann. Imprégnation acide osmique à 2% à une t° 33—35° durant 5 jours. Dans la cellule et son prolongement, les éléments de l'appareil de Golgi.

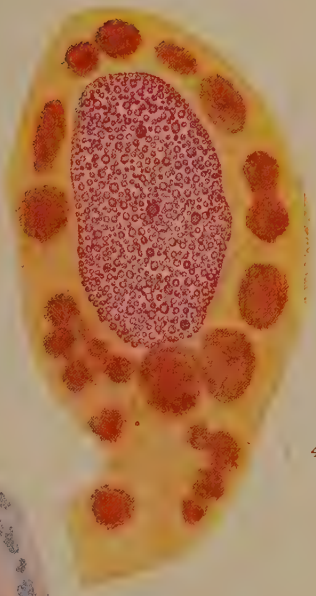
Fig. 28. Cellule nerveuse de *Limnaea stagnalis* de 4 semaines (à partir de la sortie de l'oeuf). Mélange modifié de Hermann. Imprégnation d'acide osmique à 2% à une t° 33—35, durant 4 jours. Dans la cellule et son prolongement, les éléments de l'appareil de Golgi.

1.



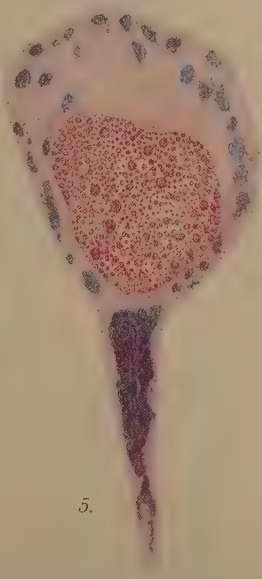
3.





4.

2.



5.

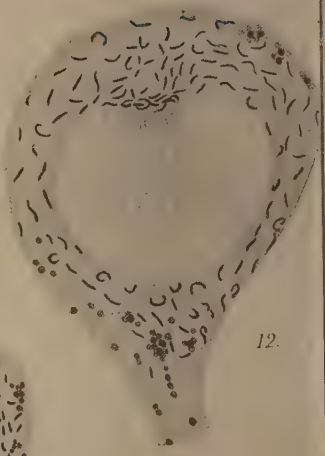
6.

A. Kolačev pinx.

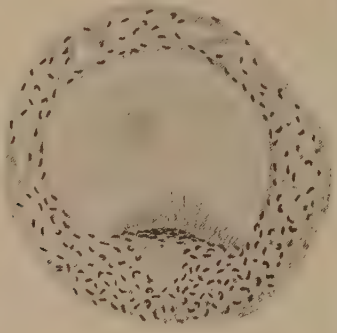
Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.

7.

10.


12.

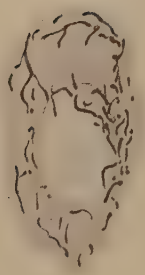
9.

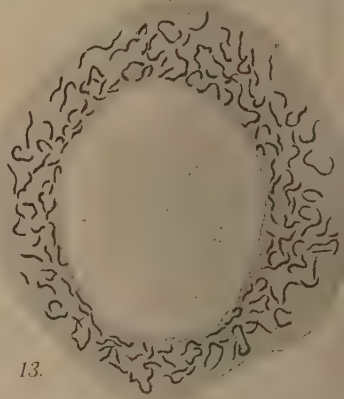

8.

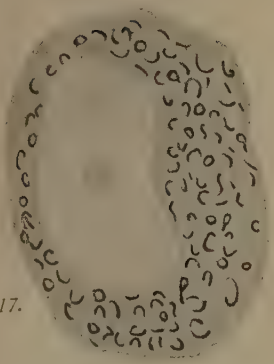
11.

15.

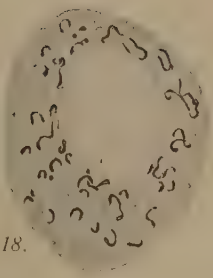
16.


14.

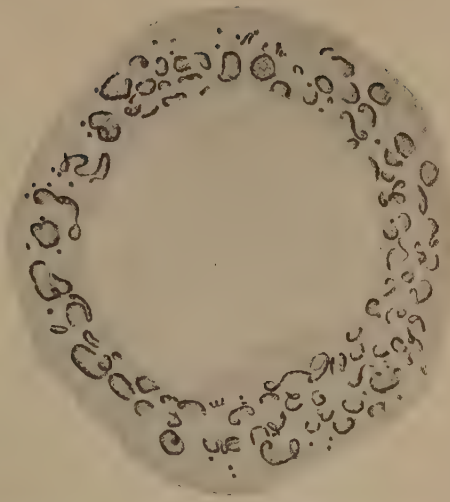

13.



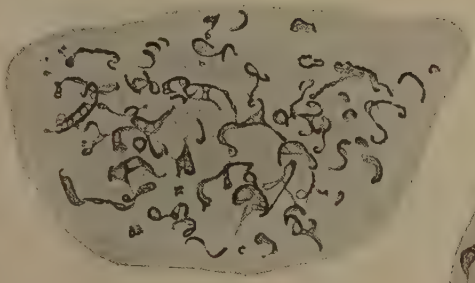
17.



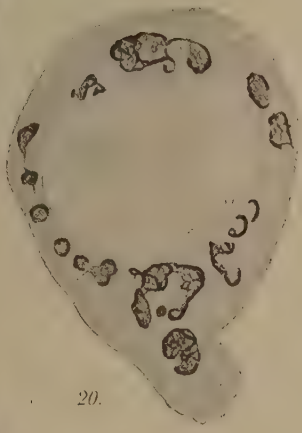
18.



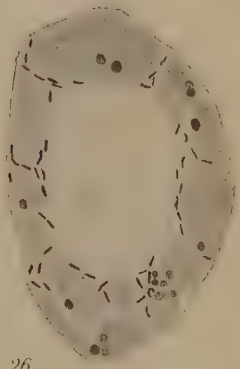
19.



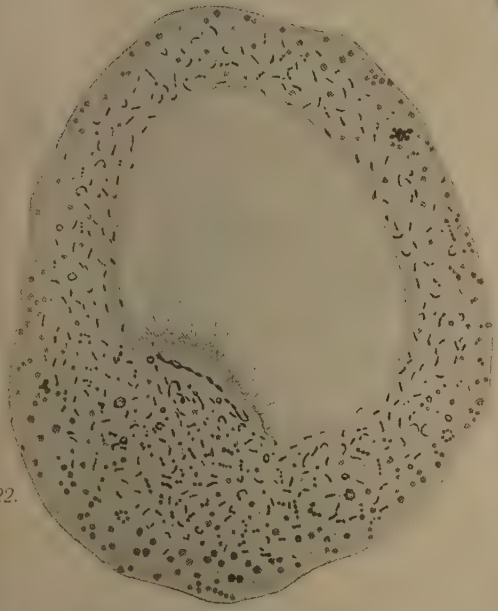
21.



20.

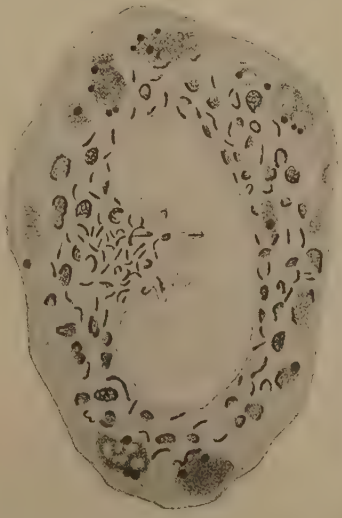


26.



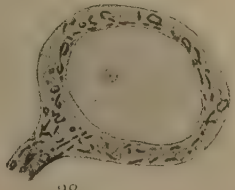
22.

25.



23.

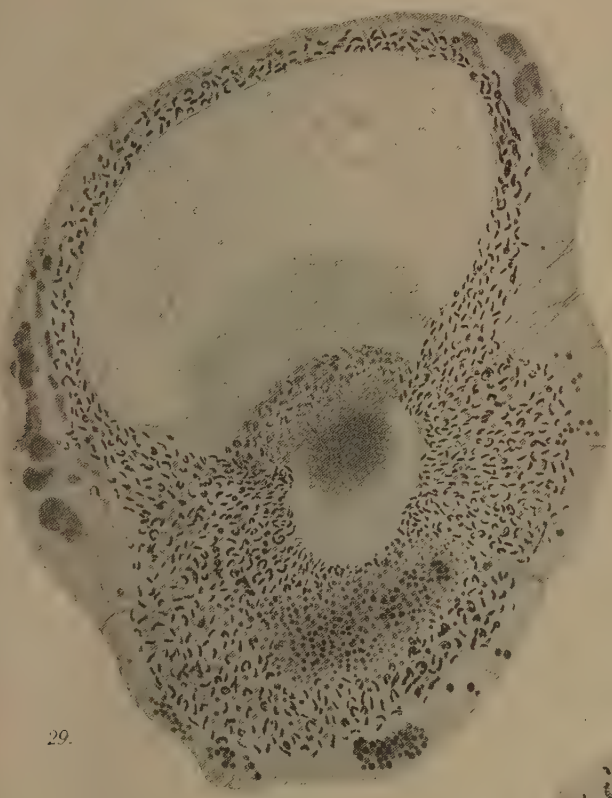
27.



28.

24.

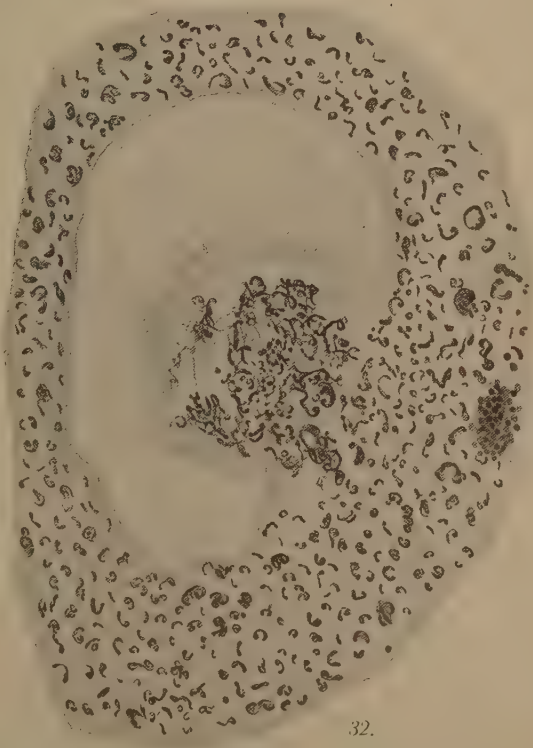
Photozincogr. artist. A. A. Ewdokimov & Co. Petrograd.



29.

31.

30.



32.

Planche XXIV.

Fig. 29. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Mélange de Meves. Imprégnation acide osmique à 2% à une t° 33—35 durant 4 jours. Couche médullaire de la sphère avec granulation colorée par l'acide osmique. Couche corticale claire. Disposition radiaire des éléments de l'appareil de Golgi dans la circonférence de la sphère. Sur la périphérie des cellules, à droite et à gauche accumulations de glycogène. On voit les prolongements des trophocytes. Entre la sphère et la périphérie de la cellule, une accumulation de lipochrome.

Fig. 30. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Traitement d'après la méthode de Sjövall. Coloration complémentaire par l'hématoxyline ferrique. Dans le centre de l'enfoncement du noyau, 2 centrioles entourés d'une sphère à double couche. Sur la limite de la sphère, 3 accumulations isolées des éléments de l'appareil de Golgi.

Fig. 31. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Mélange de Hermann modifié. Imprégnation d'acide osmique à 1% à une t° 33—35° durant 4 jours. Autour de la sphère, un cercle complet clos d'éléments de l'appareil de Golgi. Ses éléments isolés sont disséminés dans le plasma cellulaire.

Fig. 32. Cellule nerveuse de *Planorbis corneus*. Mélange de Meves. Imprégnation acide osmique à 2% à une t° 33—35° durant 4 jours. Appareil réticulaire de Golgi remplit l'enfoncement du noyau Les éléments isolés de l'appareil sont disséminés dans le plasma cellulaire. Pas de sphère du centrosome.

BIBLIOGRAPHIE.

Apàthy, S. 1897. Das leitende Element des Nerwensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. XII.

Ballowitz, E. 1900; 1. Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner grossen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

— 1900; 2. Über Kern-Arrosion und Kernfensterung unter dem Einflusse der Zellshäre. Virchovs Archiv. Bd. 160.

Benda, C. 1899. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. Phys. Ges. Berlin.

Beneden, E., van. 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. de Biologie. T. IV.

Bergen, Fr. 1904. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälchen", „Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 64.

Bialkowska, W., et Kulikowska, Z. 1911. 1. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat den Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. An. Anz. Bd. XXXVIII.

— 1911. 2. Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. Bullet internat. d. Acad. d. Scienc. d. Cracovie. Clas. d. Sc. math. et nat. Série B.

Buehler, A. 1895. Protoplasmastruktur in Vorderhirnzellen der Eidechse. Verh. d. Phys.-med. Geselsch. zu Würzburg. Bd. 29. F. 4.

— 1898. Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Ibid. Bd. 31.

Bussaca, A. 1913. L'apparato mitochondriale nelle cellule nervose adulte. Arch. f. Zellforsch. Bd. XI.

Clure, Ch. F., Mc. 1897. The finer structure of the nerve cells of Intervertebrates. I. Gastropoda. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XI.

Comes, S. 1909. Sulla natura mitochondriale dello „apparato reticolare" delle cellule cartilaginee. Boll. d. Acad. Gioenia di Sc. natur in Catania. Ser. 2; fasc. 6.

Cowdry, E. V. 1913. The relations of mitochondria and other cytoplasmic constituents in spinal ganglion cells of the pigeon. Inernat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XXIX.

— 1914. The comparative distribution of mitochondria in spinal ganglion cells of Vertebrates. Amer. Journ. of Anat. Vol. 17.

Dehler, A. 1895. Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympatischen Ganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Deineka, D. 1912. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel-und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. An. Anz. Bd. 41.

— 1914. Beobachtungen über die Entwickelung der Knochengewebes mittels der Versilberungsmethode. An. Anz. Bd. 46.

Durme, M., van. 1907. Les mitochondries et la méthode de Sjövall dans l'oogénèse des oiseaux. Ann. de la Soc. de méd. de Gand. T. 87.

Erhard, H. 1911. Glykogen in Nervenzellen. Biol. Centralbl. Bd. XXXI.

— 1912. Studien über Nervenzellen. I. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

Fauré-Frémiet. 1910. Etude sur les mitochondries des Protozaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anat. micr. T. 11.

Fuchs, H. 1902. Über die Spinalganglienzellen und Vorderhornganglienzellen einiger Säuger. Anat. Hefte. Bd. 21.

Goldschmidt, R. 1908—1910. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. T. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XC. 1908.

— T. III. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. II. Iena. 1910.

Hamaker, J. 1898. The nervous system of *Nereis virens* Sars. Bull. Museum comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 32.

Hatai, Sh. 1901. On the presence of the centrosome in certain nerve cells of the white rat. Journ. comp. Neurol. Vol. XI.

Heidenhain, M. 1894. Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

— 1911. Plasma und Zelle. Abth. 2 Jena.

Holmgren, E. 1899. Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. Anat. Hefte. Abth. I. Bd. 12.

Hoven, H. 1910. Sur l'histogénèse du système nerveux périphérique chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. Arch. de Biologie. T. XXV.

Kolster, R. 1900. Über das Vorkommen von Centralkörpern in den Nervenzellen von *Gottus scorpius*. An. Anz. Bd. 17.

— 1901. Über Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. 16.

Legendre, R. 1908—1909. Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse. La cellule nerveuse d'*Helix pomatia*. Arch. d'Anat. micr. T. X.

Lenhossék, M., v. 1895. Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.

Lewis, M. 1896. Centrosome and sphere in certain of the nerve cells of an Invertebrate. An. Anz. Bd. 12.

— and W. H. 1915. Mitochondria in tissue cultures. Americ. Journ. of Anat. Vol. 17.

Marcora, F. 1910. Sulle alterazioni dell apparato reticolare interno nelle cellule nervose motrici consecutive a lesion dei nervi. Arch. Ital. de Biologie. Vol. 53.

Maximov, A. 1915. Traité d'Histologie. P. II. Pétrograde. (En russe).

Meves, Fr. 1909. Demonstration von Chondriokonten in Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Osteoblasten und Knochenzellen des Hühnembryo. Verh. Anat. Geselsch. Giessen.

Monti, Rina 1914. L'apparato reticolare interno di Golgi nelle cellule nervose dei crostacei. Rendic. d. R. Accad. d. Lincei. Clas. di Sc. fis. mat. e nat. Vol. XXIII. Sèr. 5-a.

Munson, I. P. 1910. Organization and polarity of protoplasm. Verh. d. VIII internat. Zoologen-Kongr. zu Graz. 1910.

— 1912. A comparative study of the strukture and origin of the yolk nucleus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

Nageotte, J. 1909. Mitochondries du tissu nerveux. C. R. Soc. Biol. T. LXVI.

Nussbaum, J. 1913. Über den sogenannten inneren Golgi'schen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen im Tierreich. Arch. f. Zellforsch. Bd. X.

Pensa, 1912. Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitochondri, cloroplasti). Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.

Perroncito, A. 1910. Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyokinèse. Arch. Ital. de Biologie. T. 54.

Pilat, M. 1912. Der „intracellulare Netzapparat" in den Epithelzellen der Nebenniere vom Igel *(Erinaceus europaeus)*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80.

Poluszyński, G. 1911. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Bull. internat. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Clas. d. Sc. math. et. nat. Sér. B.

Popoff, M. 1906. Zur Frage der Homologiesierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria etc.) der Geschlechtszellen. An. Anz. Bd. XXIX.

— 1907. Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.

Ramon y Cajal, S. 1915. Alcunas variaciones fisiológicas y patológicas del apparato reticular de Golgi. Trabajos d. Labor. de Invest. biológ. de la Univers. de Madrid. T. XII. Fasc. 2.

Rand, H. 1901. The regeneration nervous system of Lumbricidae and the centrosome of the nerve cells. Bull. Museum comp. Zool. at Harvard Coll. Vol. 37.

Regaud, Cl. 1909. Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules sérozymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Compt. rend. Assoc. Anat. Nancy.

Rhode, E. 1903. Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 75.

— 1904. Untersuchungen über den Bau der Zelle. III. Ibid. Bd. 76.

Schaffer, I. 1896. Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien-und Knorpelzellen. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. wissensch. math. nat. Clas. Bd. 105. Abth. III. Wien.

Schirokogoroff, 1913. Die Mitochondrien in den erwachsenen Nervenzellen des Zentralnervensystems. An. Anz. Bd. XLIII.

Sjövall, E. 1906. Über Spinalganglienzellen und Marksscheiden. Anat. Hefte. Abth. I. Bd. 30.

Smirnow, A. 1907. Über die Mitochondrien und den Golgi'schen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte. 1 Abth. Bd. 32.

Solger, 1897. Über die Struktur der Ganglienzellen, besonders derjenigen des elektrischen Lappens von Torpedo. Sitz.-ber. d. med. Vereins in Greifswald.

Stricht, N., van der. 1906. La sphère attractive dans les cellules nerveuses des Mammifères. Bull. de l'Acad. royal de Méd.

Studnicka, F. K. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Ein neuer Befund von Centrosomen; die intracellulären Kanälchen. Sitz-ber. d. Kön. Böhm. Geselsch d. Wissensch. Math.-nat. Classe Prag.

Weigl, R. 1910; 1. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bull. internat. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Classe d. Sc. math. et nat. Sér. B.

— 1910; 2. Zur Kenntnis des Golgi-Kopsch'schen Apparat in Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verh. d. VIII intrernat. Zoologen-Kongresses zu Graz.

— 1912. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Stukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. internat. d. l'Acad. d. Sc. de Cracovie. Classe d. Sc. math. et nat. Sér. B.

RUS
21
COUNTWAY LIBRARY
HC 2MZP R